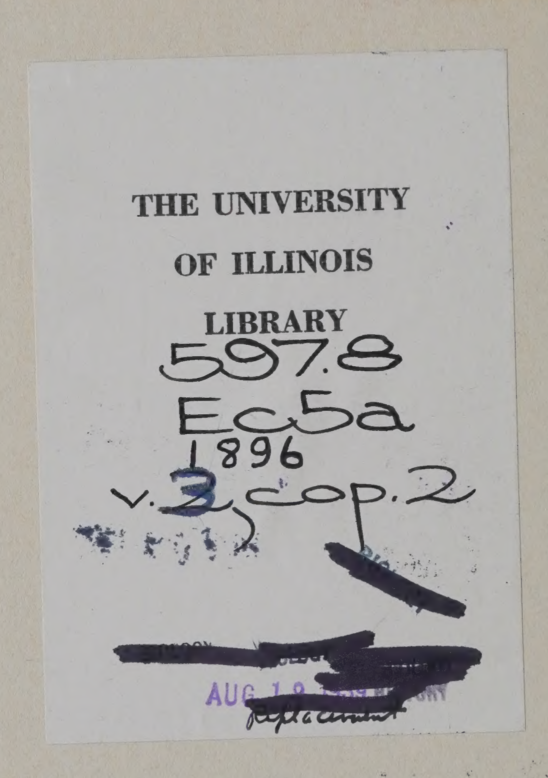
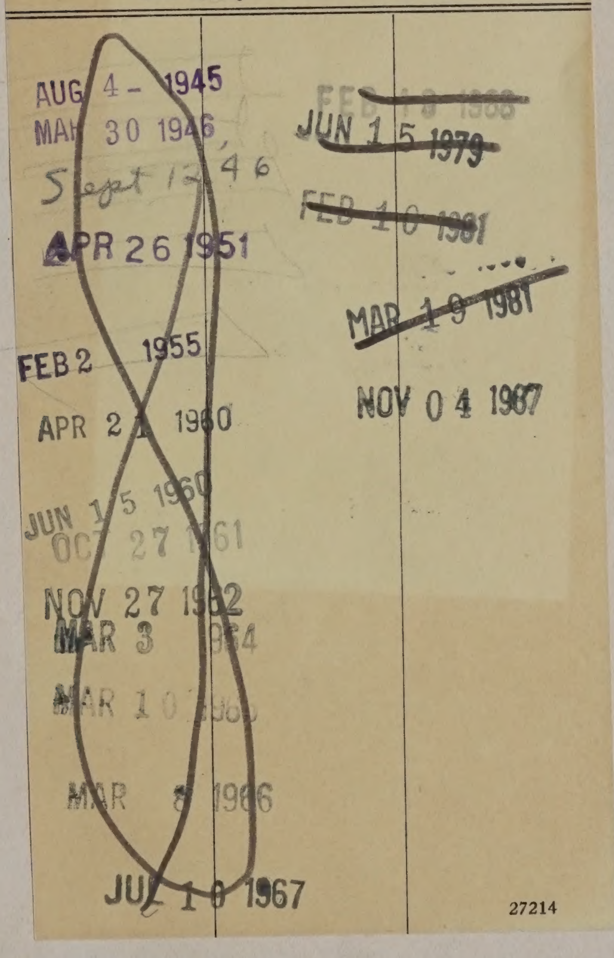








A. ECKER'S UND R. WIEDERSHEIM'S

ANATOMIE DES FROSCHES

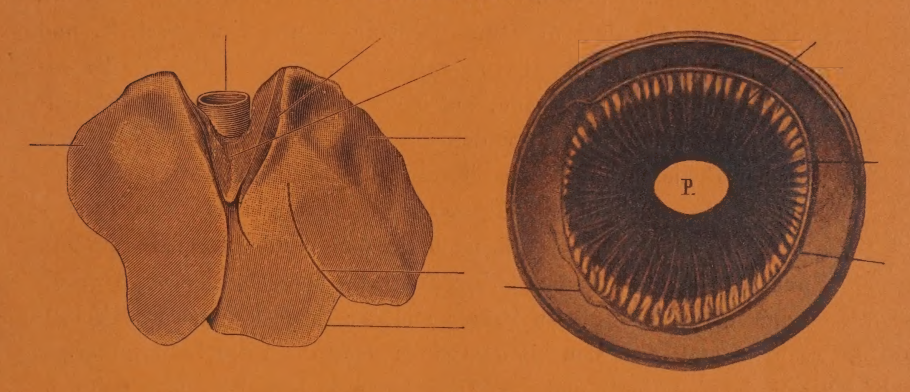
AUF GRUND

EIGENER UNTERSUCHUNGEN DURCHAUS NEU BEARBEITET

VON

DR. ERNST GAUPP

A. O. PROFESSOR UND PROSECTOR AM VERGLEICHEND ANATOMISCHEN INSTITUT
ZU FREIBURG IM BREISGAU



DRITTE ABTHEILUNG

LEHRE VON DEN EINGEWEIDEN, DEM INTEGUMENT UND DEN SINNESORGANEN

MIT 240 ZUM THEIL MEHRFARBIGEN IN DEN TEXT EINGEDRUCKTEN ABBILDUNGEN

ZWEITE AUFLAGE

BRAUNSCHWEIG

DRUCK UND VERLAG VON FRIEDRICH VIEWEG UND SOHN

1904

ANKÜNDIGUNG.

Bei der vorliegenden Neubearbeitung der das Werk abschliessenden dritten Abtheilung der „Anatomie des Frosches“, welche die „Lehre von den Eingeweiden, dem Integument und den Sinnesorganen“ enthält, musste mit der Thatsache gerechnet werden, dass gerade dieser Theil im physiologischen, histologischen und zootomischen Laboratorium am meisten gebraucht würde, und aus diesem Grunde wurden viele Dinge berücksichtigt, die in einer „Anatomie“ auch wohl hätten fortbleiben können, ohne dass daraus dem Verfasser ein Vorwurf zu machen gewesen wäre. Es sind hier besonders allgemein-biologische Dinge gemeint, wie z. B. die Angaben über das Begattungs- und Laichgeschäft, und die mehr speciell-physiologischen Erörterungen über die Functionen der einzelnen Organe, auf die soweit als irgend möglich eingegangen wurde. Die über den Bau der Organe vorliegende, auf manchen Gebieten ungeheure Literatur ist möglichst erschöpfend ausgenutzt, aber auch die wichtigsten Thatsachen der Entwicklungsgeschichte und die wesentlichsten Ergebnisse der physiologischen Forschung sind thunlichst berücksichtigt worden. Leber, Genitalorgane, die Haut mit ihren Drüsen und den Erscheinungen des Farbenwechsels und unter den Sinnesorganen namentlich das Labyrinthorgan (statische Function!) und das Auge boten in letzterer Hinsicht besonders reichlich Gelegenheit. Ueberall lag die Absicht vor, nicht nur das längst zum allgemeinen wissenschaftlichen Besitz Gewordene darzustellen, sondern auch für weitere neue Arbeiten, die an manchen Punkten recht nöthig sind, eine Basis zu schaffen, bei der die mit den verschiedensten Methoden und von den verschiedensten Gesichtspunkten aus gewonnenen Resultate Verwerthung gefunden hätten. Dem gleichen Zwecke dient auch das umfangreiche Literaturverzeichniss.

Die Anfügung eines alphabetischen Sachregisters für das ganze Werk wird hoffentlich als eine die Brauchbarkeit desselben erhöhende Einrichtung willkommen sein.

A. ECKER'S UND R. WIEDERSHEIM'S

ANATOMIE DES FROSCHES

DRITTE ABTHEILUNG

LEHRE VON DEN EINGEWEIDEN, DEM INTEGUMENT
UND DEN SINNESORGANEN

Abbildungen
aus dem xylographischen Atelier
von Friedrich Vieweg und Sohn
in Braunschweig

A. ECKER'S UND R. WIEDERSHEIM'S

ANATOMIE DES FROSCHES

AUF GRUND

EIGENER UNTERSUCHUNGEN DURCHAUS NEU BEARBEITET

VON

DR. ERNST GAUPP

A. O. PROFESSOR UND PROSECTOR AM VERGLEICHEND ANATOMISCHEN INSTITUT
ZU FREIBURG IM BREISGAU

DRITTE ABTHEILUNG

LEHRE VON DEN EINGEWEIDEN, DEM INTEGUMENT UND DEN SINNESORGANEN

MIT 240 ZUM THEIL MEHRFARBIGEN IN DEN TEXT EINGEDRUCKTEN ABBILDUNGEN

ZWEITE AUFLAGE

BRAUNSCHWEIG

DRUCK UND VERLAG VON FRIEDRICH VIEWEG UND SOHN

1904

VORWORT ZUR DRITTEN ABTHEILUNG.

Mit der vorliegenden dritten Abtheilung kommt die Neubearbeitung der „Anatomie des Frosches“ zum Abschluss. Sie ist ein durchaus neues Buch geworden: die Menge des Thatsachenstoffes ist viel grösser, die Art seiner Behandlung eine ganz andere als in der ersten Auflage, mit der diese „Neubearbeitung“ nicht viel mehr als den Namen, d. h. das behandelte Object, gemeinsam hat. Die Grenzen der dem Buche seiner Zeit von Ecker gestellten Aufgaben weit überschreitend, habe ich versucht, den Anfang zu einer biologischen Monographie zu machen, die den behandelten Organismus in allen seinen Theilen, und diese in ihren Beziehungen zum Ganzen kennen und verstehen lehren sollte, die somit auch die sichere Grundlage abgeben sollte für eine Beurtheilung der Stellung des Gesammtthieres zu anderen. Nach meiner schon in der Einleitung zum ersten Theil ausgesprochenen Ansicht müsste es einen grossen Gewinn für die biologische Wissenschaft bedeuten, wenn einmal wieder, in höherem Maasse, als das gerade modern ist, die Betrachtung der Einzelorganismen und ihrer Eigenart in den Vordergrund träte.

Dem gesteckten Ziele möglichst nahe zu kommen, musste Eigenes und Fremdes in gleicher Weise verwerthet werden. Viele und mühselige Untersuchungen waren nöthig, um vorhandene Lücken auszufüllen, die namentlich im Stoffgebiet des ersten und zweiten Theiles reichlich bestanden; daneben war, besonders für den dritten Theil, eine unendliche, weit verstreute Literatur durchzuarbeiten, in der seit Decennien, ja seit Jahrhunderten, niedergelegt ist, was alles von Anatomen, Zoologen und Physiologen gerade am Frosch mehr zufällig beobachtet oder, von ganz bestimmter Fragestellung aus, auf dem Wege eingehender Untersuchung ermittelt war. Von der Ausdehnung dieser

Literatur giebt das angefügte Verzeichniss eine schwache Vorstellung; im übrigen ist sie ungleich genug: mancher Punkt aus der Lehre der feineren histologischen Organstructur oder der physiologischen Function hat eine Hochfluth von Arbeiten hervorgerufen, während andere Dinge sich weniger des allgemeinen Interesses erfreuen und stiefmütterlich behandelt sind. Hier eben musste ich selbst versuchen, vorhandene Lücken auszufüllen. Dass ich mich, wo ausgedehnte Untersuchungen vorlagen, im Wesentlichen auf die Wiedergabe der Resultate derselben auch unter Verwendung fremder Abbildungen beschränkt habe, ist wohl selbstverständlich; es wäre noch vieljährige Arbeit nöthig gewesen, wenn ich alles hätte nachprüfen wollen, was von Anderen in speciellen Untersuchungen mit zum Theil sehr complicirten Methoden ermittelt wurde. Ich denke auch, dass die betreffenden Autoren, soweit sie noch leben, darin nicht einen Raub an ihrem Eigenthum, sondern vielmehr ein Mittel sehen werden, ihre eigenen Forschungsergebnisse der Allgemeinheit in höherem Maasse nutzbar zu machen.

Noch seien einige, Aeußerlichkeiten betreffende, Bemerkungen gestattet. Dass ein Buch Homogenität der Darstellung, sowohl in den Thatsachen als in den verwendeten Bezeichnungen, besitzen soll, ist selbstverständlich, und ich habe mich bemüht, dieser Forderung gerecht zu werden. Immerhin wird man einige Abweichungen finden, bedingt durch den Zeitraum, über den sich die Abfassung des Buches erstreckte. Sie sind jedoch nicht bedeutend und sehr leicht erkennbar (im zweiten Theil steht z. B. „Ureter“, während ich im dritten Theil statt dessen das morphologisch richtigere „Ductus deferens“ brauche; die „Pars plana“ des ersten Theiles figurirt im dritten als „Planum antorbitale“, die Elemente der Columella auris haben im dritten Theil die Bezeichnungen Operculum und Plectrum erhalten, und einiges andere). Gewiss wäre die vollkommenste Einheitlichkeit wünschenswerth gewesen; aber schliesslich gilt doch ganz besonders für die Wissenschaft das bekannte Wort, dass man dem nicht Inconsequenz vorwerfen soll, der heute klüger ist als gestern. Bezüglich einer Inconsequenz bin ich allerdings durchaus schuldlos: nämlich in der häufigen Verwendung der Bezeichnung Rana temporaria. So sehr ich meinerseits für die Unterscheidung von R. fusca und R. arvalis eintrete, so habe ich doch die ersterwähnte Benennung fast immer beibehalten, wo ich über Untersuchungsergebnisse berichtete, und der Autor jenen Namen gebraucht hatte. Nur wenn (z. B. auf Grund des Untersuchungsortes) kein Zweifel daran obwalten konnte, dass R. fusca gemeint sei,

habe ich diese Bezeichnung eingesetzt. Im Anschluss daran möchte ich auch meinerseits in den schon von anderer Seite geäusserten Wunsch einstimmen, bei wissenschaftlichen Arbeiten das Object, das zur Untersuchung gedient hat, genau und unzweideutig (lateinisch!) zu bezeichnen. Dass in langen (namentlich histologischen) Arbeiten durchweg nur vom „Frosch" die Rede ist, ohne dass gesagt wird, ob R. esculenta oder R. fusca verwendet wurde, ist nicht selten und hat zu vielen unnöthigen Controversen geführt (cf. Bau der Niere). Immerhin mag das hingehen. Gelegentlich trifft man aber auch auf Arbeiten, die sich mit dem „Frosch" beschäftigen und nur ganz beiläufig erwähnen (oder gar nur aus Nebensachen vermuthen lassen), dass der Laubfrosch oder die Unke gemeint sind. Das geht denn doch wohl über das Maass des Zulässigen hinaus.

Wünschen möchte ich, dass die nun abgeschlossene Arbeit für die biologische Wissenschaft von einigem Werthe sei, zunächst sich praktisch als nützlich erweise. Denen, die in Zukunft speciell den Frosch als Untersuchungsobject wählen — und deren wird es ja auch fernerhin genug geben — möchte sie es ermöglichen, sich rasch über das zu unterrichten, was auf irgend einem speciellen Gebiete bereits ermittelt ist, dadurch die Vernachlässigung des Bekannten und „überflüssige Entdeckungen" zu vermeiden, daneben aber auch sich leicht über Dinge zu orientiren, die zwar dem augenblicklichen Interessengebiet ferner liegen, aber doch nicht so gröblich, wie es manchmal geschieht, missachtet werden dürfen, da nun einmal Frösche, ebenso wie Tauben und Kaninchen, keine verkleideten Menschen sind, sondern Organismen ihrer Art, die mit eigener Elle gemessen werden wollen bis in die kleinsten Winkel ihrer Organisation hinein. Dem in früheren Arbeiten oft so merklichen und verhängnissvollen Mangel an Fühlung zwischen den einzelnen Disciplinen soll die Zusammenstellung makroskopisch-anatomischer, histologischer, embryologischer, physiologischer, gelegentlich auch vergleichend-anatomischer Forschungsergebnisse abzuhelfen suchen; die einzelnen Quellenverweise werden eine Controle der Angaben und etwa gewünschte weitere Orientirung leicht ermöglichen. Endlich machte es die Bedeutung, die gerade der Frosch bei der Discussion aller möglichen Fragen gehabt hat, vielfach, namentlich im dritten Theil, nothwendig, einzelne Dinge auch allgemeiner, wenigstens in Form kurzer historischer Darstellungen zu behandeln, wodurch, wie ich hoffe, das Buch noch eine weitere Gebrauchsfähigkeit erhalten hat.

Als ich vor nunmehr zehn Jahren die Aufforderung erhielt, Ecker's Anatomie des Frosches neu herauszugeben, habe ich nicht entfernt daran gedacht, dass die Arbeit solche Dimensionen annehmen würde, — und bei der Verlagshandlung ist zweifellos das gleiche der Fall gewesen. Trotzdem hat die letztere während der ganzen Zeit mir niemals auch nur die geringste Beschränkung irgend welcher Art auferlegt, sondern ist jeder Zeit bereitwilligst jedem meiner Wünsche entgegengekommen. Ihr dafür zum Schlusse aufrichtig und herzlich zu danken, ist mir ein Bedürfniss, ganz besonders in einem Augenblick, wo das Verhältniss von Verleger und Autor so wie zur Zeit das Interesse weiterer wissenschaftlicher Kreise in Anspruch nimmt.

Freiburg i. B., 2. Februar 1904.

Ernst Gaupp.

INHALT DER DRITTEN ABTHEILUNG.

Erste Hälfte.

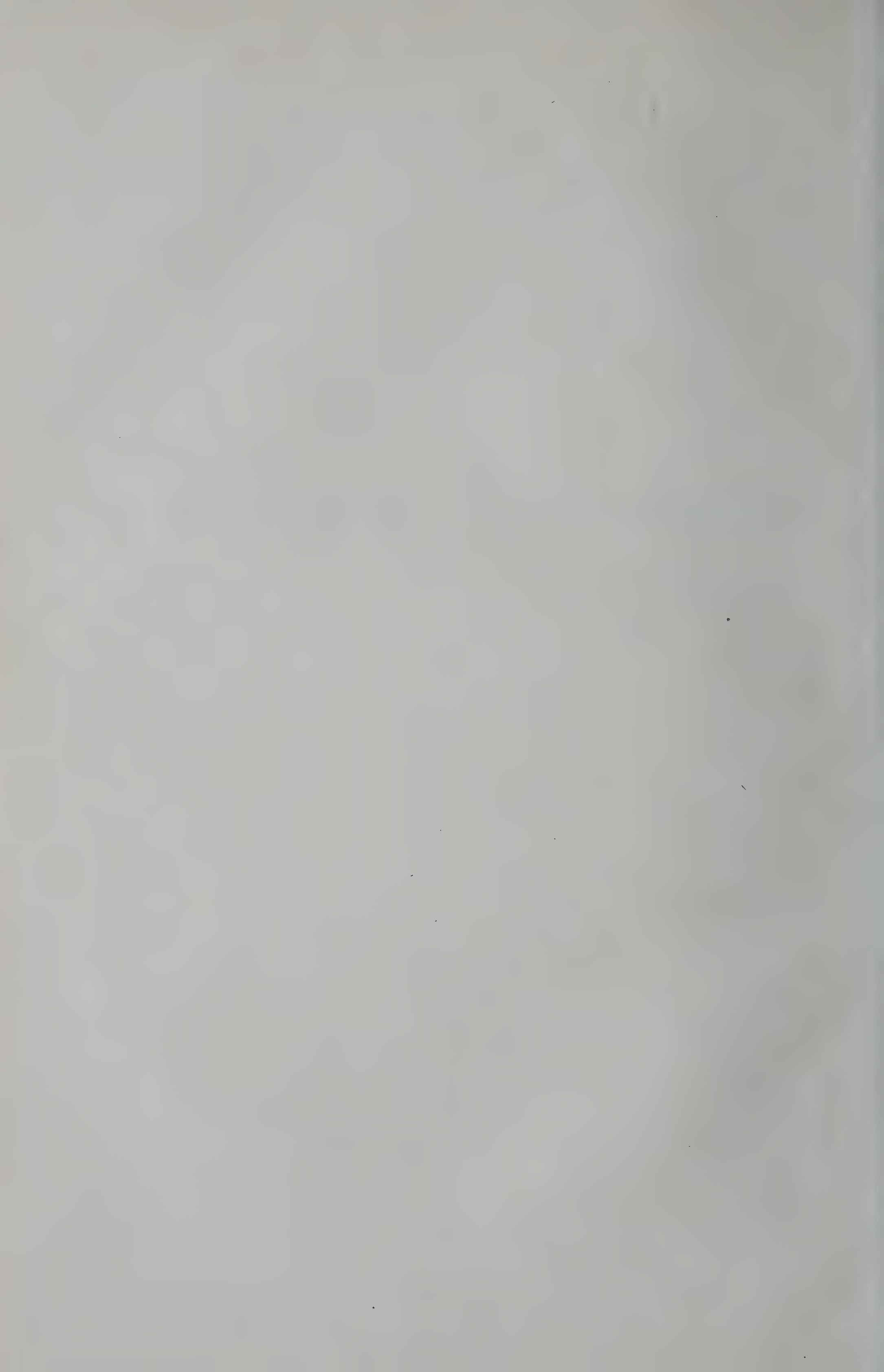
INHALT DER DRITTEN ABTHEILUNG.

Zweite Hälfte.



V.

LEHRE VON DEN EINGEWEIDEN.



V.

Lehre von den Eingeweiden.

I. Apparatus intestinalis.

A. Allgemeine Uebersicht.

Apparatus intestinalis. A. Allgemeine Uebersicht.

Der Apparatus intestinalis umfasst die Organe, die der Aufnahme und Verarbeitung der Nahrung dienen (*Organa digestoria*), nebst der herkömmlicher Weise ihnen zugerechneten Milz, ferner die inneren Organe der Athmung (*Organa respiratoria interna*), sowie endlich einige Gebilde, die genetisch dem Anfangstheil des Apparatus intestinalis angehören, denen aber die Physiologie eine andere Stelle zuweist, wofern nicht gar ihre functionelle Bedeutung noch unklar ist. Es sind dies: die Glandula thyreoidea, sowie die Kiemenspaltenorgane, zu denen die Thymus, der postbranchiale Körper, die Epithelkörperchen und der sogenannte ventrale Kiemenrest (*Pseudothyreoidea*) gehören.

Hauptorgan des Apparatus intestinalis und zugleich Mutterboden für eine ganze Anzahl anderer Theile desselben ist das Darmrohr, an dem zwei Abschnitte zu unterscheiden sind: der Kopfdarm und der Rumpfdarm.

Der Kopfdarm liegt, wie der Name sagt, im Gebiete des Kopfes, dessen Skelettheile seine Wandungen stützen. Er überschreitet die Grenzen des Kopfskeletes nur wenig, und zwar nach hinten hin; vorn führt in ihn die Mundöffnung, an seinem Dache münden die beiden Nasenhöhlen in ihn ein. Die engere Verbindung seiner Wandung mit dem Kopfskelete ist charakteristisch für ihn; ihr verdankt er es, dass seine Wandungen sich nicht selbständig ringförmig zusammen-

1*

ziehen können, sondern die Verengerung und Erweiterung des Hohlraumes von den Bewegungen der Skelettheile abhängig sind. Dadurch setzt er sich auch von dem Anfangstheil des Rumpfdarmes ab, der ohne solche stützende Skelettheile in seiner Wandung, im Ruhezustand bis zum völligen Verschluss des Lumens zusammengezogen ist. Die Kopfdarmhöhle stellt zeitlebens einen einheitlichen Raum dar, an dem eine weitere Zertheilung, wie sie bei höheren Wirbelthieren durch Ausbildung eines Gaumens geschaffen wird, nicht stattfindet. Nur ein sehr kleiner Abschnitt des Raumes wird, im Anschluss an die Einmündungsstelle der Nasenhöhle, als laterale Nasenrinne dem Nasenhöhlenraum zugetheilt, bleibt aber auch in weiter Verbindung mit der Mundhöhle. Abgesehen von diesem wenig bedeutenden Abschnitt repräsentirt die Kopfdarmhöhle des Frosches somit eine primäre Mundhöhle, ein *Cavum oro-pharyngeale.*

In functioneller Hinsicht erfüllt der Kopfdarm zeitlebens doppelte Aufgaben: nutritorische und respiratorische, während der hinter ihm folgende Rumpfdarm ausschliesslich nutritorischen Zwecken dient.

Als wichtigste Derivate des Kopfdarmes erscheinen die Lungen, die hauptsächlichsten Athemorgane, deren Eingang, durch ein hoch complicirtes und auch zur Stimmerzeugung geeignetes Kehlkopfgerüst gestützt, im hintersten Abschnitte des Kopfdarmes liegt. Wie die Lungen zeitlebens mit dem Kopfdarm in einer für ihre Function unerlässlichen directen anatomischen Verbindung bleiben, so gilt dasselbe auch von einigen anderen Derivaten: der Paukenhöhle, die zugleich in den Dienst des Gehörorganes tritt, dem als Resonator fungirenden *Saccus vocalis* des Männchens und mehreren in unmittelbarer Beziehung zu der nutritorischen Function stehenden Organen (Zunge, Drüsen, Zähne). Dagegen verlieren andere Derivate des Kopfdarmes ihre embryonal vorhandene Verbindung mit jenem und erlangen vollkommene Selbständigkeit. Dies gilt von der *Glandula thyreoidea* und den sogenannten Kiemenspaltenorganen. Letztere nehmen ihre Entstehung aus dem hintersten Theile des Kopfdarmes, der in embryonaler Zeit und während des Larvenlebens von den Kiemenspalten durchbrochen wird. Sie entstehen theils noch während des Bestandes der Kiemenspalten (Thymus, postbranchialer Körper, Epithelkörper), theils erst bei der Metamorphose als wirkliche Kiemenreste.

Der Rumpfdarm durchsetzt den ganzen Rumpf, um am hinteren Ende desselben, vermittelst einer Cloake, die auch die Ausführungs-

gänge der Harn- und Geschlechtsorgane aufnimmt, auszumünden. Er lässt noch einzelne Abschnitte, als Vorderdarm (Oesophagus und Magen), Mitteldarm (Dünndarm) und Enddarm (Dickdarm) unterscheiden. Ein kurzer Anfangsabschnitt des Oesophagus findet sich noch cranial von dem Bereich der Pleuroperitonealhöhle; der bei Weitem grösste Abschnitt des Rumpfdarmes erlangt aber mehr oder weniger innige Beziehungen zum Peritoneum. Als Derivate des Rumpfdarmes, die eine mehr selbständige Bedeutung und Entwickelung erfahren, sind nur zu nennen: die Leber und das Pankreas. Dagegen rechtfertigt bei der Milz nur das topographische Moment die Zuzählung zu den Anhangsgebilden des Darmrohres, während genetische Beziehungen nicht bestehen.

Die Beibehaltung der respiratorischen Function seitens des Kopfdarmes, auch nach Schwund der larvalen Kiemen, erlaubt es, jenen Anfangsabschnitt des Darmrohres als *Pars communis* (*digestoria et respiratoria*) des Apparatus intestinalis den *Organa digestoria propria* und den *Organa respiratoria propria* gegenüber zu stellen.

B. Cavum oro-pharyngeale.

B. Cavum oro-pharyngeale.

(Kopfdarm. Pars communis Apparatus intestinalis. Primäre Mundhöhle; Mundrachenhöhle.)

1. Allgemeine Gestaltung. Functionen.

1. Allgemeine Gestaltung. Functionen.

Die Mundrachenhöhle des Frosches stellt einen weiten Raum dar, der sich von der Mundöffnung an bis zu dem Anfange des *Oesophagus* und dem *Aditus laryngis*, d. i. bis unter die Ventralfläche des zweiten Wirbels, ohne Unterbrechung nach rückwärts erstreckt. Eine Grenze zwischen einer Mund- und einer Rachenhöhle ist also nicht vorhanden.

Dieser grosse weite Raum erfüllt doppelte Functionen. Einmal bildet er den Anfangstheil des Nahrungscanales, dem die Ergreifung und die erste Aufnahme der Nahrung, sowie der Transport derselben in den anschliessenden *Oesophagus* und Magen zukommt, und enthält zur Bethätigung dieser Function die zum Fangen gestaltete Zunge, die Zähne, Geschmacksorgane, drüsige Gebilde, sowie endlich einen kräftigen Muskelapparat der Wandung.

Andererseits aber betheiligt sich die Mundrachenhöhle an der

Respiration. Und zwar ist diese Betheiligung eine doppelte: eine indirecte und eine directe. Indirect ist sie insofern, als die treibenden Kräfte des gesammten Athmungsmechanismus in der Mundrachenhöhle und ihren Wänden liegen, direct insofern, als ihre Schleimhaut selbst respiratorische Functionen erfüllt. Somit bildet die Kopfdarmhöhle eine „respiratorische Vorkammer“ von grosser Wichtigkeit. (Genaueres über die respiratorische Function s. unter: „Schleimhaut der Mundrachenhöhle“, sowie unter: „Athmungsmechanismus“ am Ende des Abschnittes über die Lungen.)

Die Zugänge zu ihr sind gegeben einmal in der Mundöffnung, und zweitens in der Nasenhöhle. Letztere bildet normaler Weise den einzigen Weg für die Athmungsluft, die Respiration erfolgt bei fest geschlossenen Kiefern. — Der *Aditus laryngis* und der *Oesophagus* führen aus der Mundrachenhöhle heraus.

Die Mundrachenhöhle besitzt einige Nebenräume, die eine mehr oder minder grosse Selbständigkeit dem Hauptraum gegenüber erlangt haben. Dahin gehört vor allen Dingen die Paukenhöhle, die sich vom Dach der Rachenhöhle aus dorsalwärts erstreckt, lateral von der Labyrinthregion des Schädels, und einen wichtigen Abschnitt des Mittelohres repräsentirt.

Dazu kommt beim Männchen jederseits ein *Saccus vocalis*, der eine ventral- und lateralwärts gerichtete sackförmige Ausstülpung der Schleimhaut darstellt.

Schliesslich wurde bereits der „seitlichen Nasenrinne“ Erwähnung gethan, die den Raum der Nasenhöhle am Dach der Mundhöhle eine kurze Strecke weit fortsetzt.

Im Gegensatz zu diesen drei Gebieten, an denen sich die Mundhöhlenschleimhaut zu Nebenräumen ausbuchtet, bildet die Zunge ein Organ, das in die Mundhöhle vorspringt, und als ein durch specielle Muscularisirung besonders differenzirter Abschnitt der Schleimhaut des Mundhöhlenbodens aufzufassen ist.

Die Schilderung der Paukenhöhle wird bei der Anatomie des Ohres, die der seitlichen Nasenrinne bei der Anatomie des Geruchsorganes erfolgen. Es bleiben danach hier zu betrachten: die eigentliche Mundrachenhöhle nebst den speciellen Differenzirungen ihrer Schleimhaut: Drüsen und Zähne. Als besondere Gebilde behandeln wir die Zunge und den *Saccus vocalis*. Die Geschmacksorgane, die in der ganzen Mund- und Rachenhöhle verstreut sind, werden bei den Sinnesorganen geschildert werden.

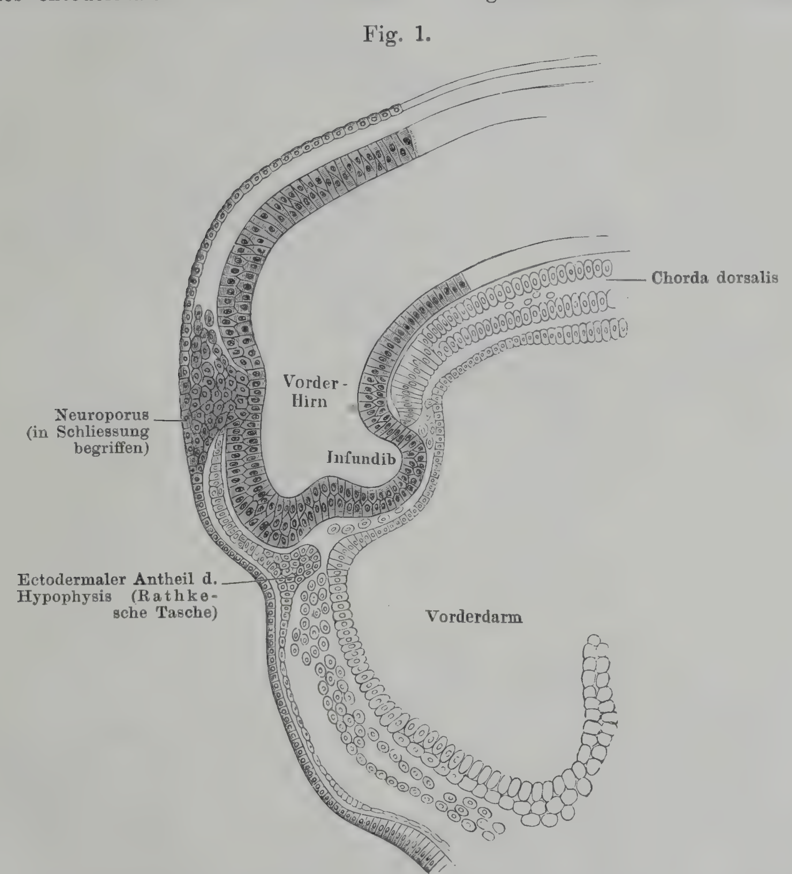
2. Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfdarmes.

2. Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfdarmes.

Die ganz besonders zahlreichen Veränderungen, die der Kopfdarm des Frosches während des Embryonal- und Larvenstadiums durchmacht, rechtfertigen einige specielle entwickelungsgeschichtliche Bemerkungen, als Vorbereitung für das Verständniss später folgender Angaben.

Wie bei allen Wirbelthieren, so ist auch beim Frosch der definitive Kopfdarm das Product der Vereinigung zweier Abschnitte, eines ectodermalen und eines entodermalen. Der entodermale wird gebildet durch den vordersten,

Fig. 1.



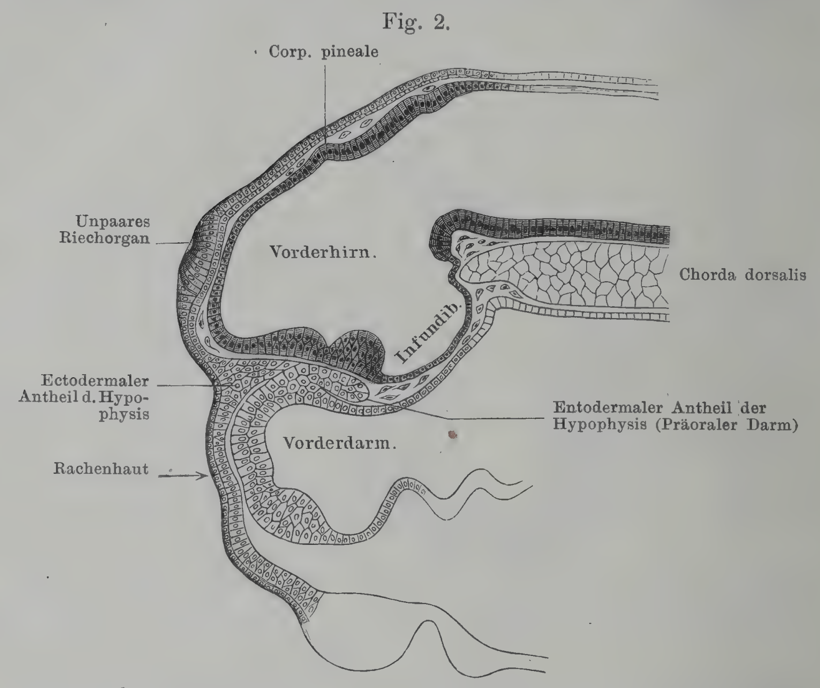
Embryo von Rana fusca, 2,3 mm lang. Der vordere Neuroporus ist in Schliessung begriffen. Ectodermale Anlage der Hypophysis. Nach v. Kupffer.

anfangs vorn blind geschlossenen Theil des Darmrohres, der ectodermale durch die Mundbucht, die als flache Einsenkung dem vorderen Ende des entodermalen Darmrohres entgegenkommt. Beide Abschnitte werden eine Zeit lang getrennt durch die Rachenhaut, eine aus Ectoderm und Entoderm bestehende Doppellamelle (Fig. 3). Durch Einreissen derselben kommt die Oeffnung des Darmrohres nach aussen zu Stande.

Von beiden Abschnitten, der ectodermalen Mundbucht, wie dem vordersten Theil des entodermalen Darmrohres, nehmen wichtige Gebilde ihre Entstehung.

Zunächst ist hier die Hypophysis zu nennen, über deren Entwickelung schon im zweiten Theil (S. 93, 94) kurz berichtet wurde. Goette hat zuerst für Bombinator gezeigt, dass die Hypophysis als ein Fortsatz des Ectodermes vor der Rachenhaut schon ziemlich frühzeitig entsteht („Rathke'sche Tasche"); v. Kupffer hat diese Angabe für *Rana fusca* bestätigt, zugleich aber hier noch einen zweiten, entodermalen Abschnitt der Hypophysis beschrieben. Nach der Schilderung v. Kupffer's, die ich hier zunächst zu Grunde lege, beginnt die

Fig. 2.

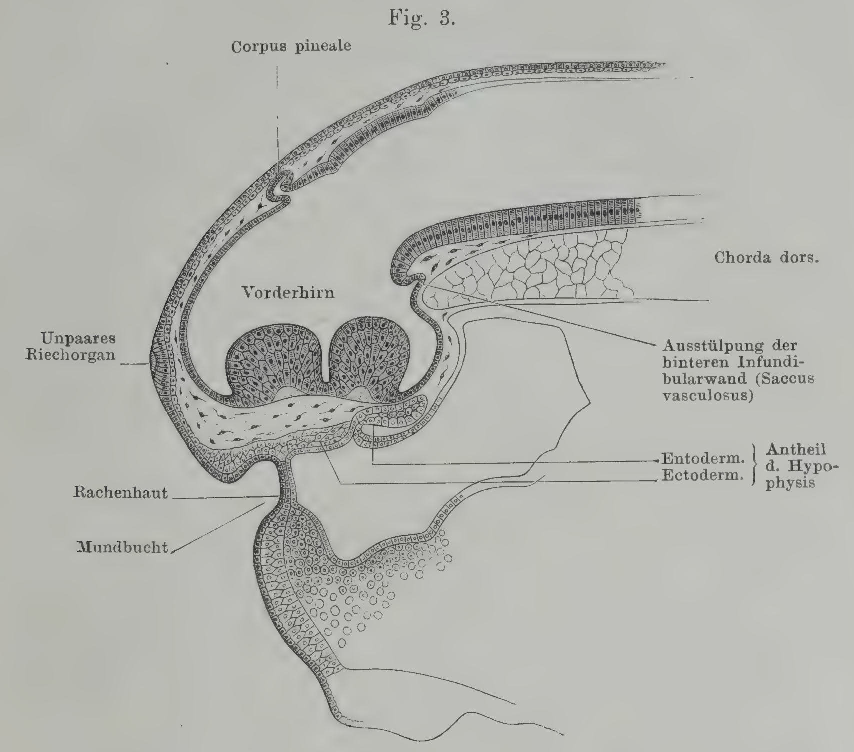


Embryo von Rana fusca, 3,5 mm lang. Ectodermaler und entodermaler Antheil der Hypophysis. Bildung der Rachenhaut. Nach v. Kupfer.

Bildung des ectodermalen Antheiles der Hypophysis bei *Rana fusca* sehr frühzeitig, bei noch offenem Vorderhirn, und bevor noch das Ectoderm, von dem der Zellzapfen seine Entstehung nimmt, sich zur Bildung einer Mundbucht eingesenkt hat. Der solide Zellzapfen, der nach Kupffer von der äusseren Schicht des Ectoderms (Deckschicht) entsteht, ist schon bei Larven von 2 bis 3 mm Länge gut entwickelt und liegt, nach hinten gerichtet, dem ventralen Umfang des Vorderhirns, genauer: des *Recessus opticus*, an. Später entsteht nach v. Kupffer der entodermale Antheil der Hypophyse, als eine Ausstülpung des Darmrohres, von der Kante aus, in der die dorsale Wand des Rohres in die vordere umbiegt. Diese gegen die epidermoidale Anlage vorwachsende Entodermtasche behält dann aber die Richtung nach vorn nicht bei, sondern klappt, nachdem sie sich mit jener verbunden hat, rückwärts um, und in beiden verbundenen Anlagen richtet sich jetzt das Wachsthum gegen die hintere Wand des Infundibulum zu (Fig. 2 und 3). Dann erst senkt sich das Ectoderm ventral von der ectodermalen

Hypophysenanlage ein, kommt zur Berührung mit der Vorderwand des entodermalen Darmrohres und bildet mit dieser die Rachenhaut (Fig. 3). Die ectodermale Einsenkung bildet die Mundbucht (das Stomodaeum). Später lösen sich dann beide Antheile, der ectodermale wie der entodermale, von ihrem Mutterboden los, und treten unter einander, sowie mit dem Infundibulum des Zwischen-

Fig. 3.



Larve von Rana fusca. 4,5 mm lang. Rachenhaut gebildet. Nach v. Kupffer. (In Betreff der als Saccus vasculosus bezeichneten Ausstülpung vergl. Theil II, S. 94.)

hirns in engere Verbindung. Der ectodermale Abschnitt bildet die *Pars anterior*, der entodermale die *Pars posterior* der *Hypophysis cerebri* (s. Theil II, S. 74 und 93, sowie Fig. 7, 8, 22).

Auf Grund der Entwickelung hat schon Goette die Hypothese geäussert, „dass die vollkräftige Entwickelung der Hypophysisanlage unter Einbeziehung der beiden Geruchsplatten den unpaaren Nasenrachengang der Cyclostomen bilde“; Dohrn (82) hat sich ihm hierin angeschlossen. Dieser Vorstellung lag nur die Annahme einer ectodermalen Hypophysisanlage (Rathke'sche Tasche) zu Grunde. Eingehend hat v. Kupffer diesen Gedanken verfolgt, und zugleich auf die hinter der Rachenhaut entstehende, entodermale, Ausstülpung als eine constante Bildung hingewiesen, die in Zusammenhang mit der ectodermalen Ausstülpung zu betrachten sei. Nach v. Kupffer verbinden sich bei Myxine die ectodermale und die entodermale Ausstülpung zu dem unpaaren weiten Nasenrachengange, während bei Petromyzon und den Amphirhinen diese Verbindung nicht mehr zu Stande kommt. Die Verbindung beider Theile ist als Wieder-

holung eines alten Zustandes aufzufassen, der bei den directen Vorfahren der Vertebraten vorhanden war und darin bestand, dass der Kiemendarm vorn das Hirn umgriff und hart vor dem Hirn dorsalwärts ausmündete. Die ectodermale Hypophysisausstülpung repräsentirt jenen alten Mund (*Palaeostoma*), die ihm entgegenwachsende entodermale Bildung entspricht dem Theil des Darmrohres, in den er sich öffnete. Der bleibende Vertebratenmund ist eine weiter ventral gelagerte Bildung, der gegenüber jener Theil des Darmrohres, der sich in das Palaeostoma öffnete, als präoraler Darm zu bezeichnen ist. Beim Frosch wäre also der vordere Theil der Hypophysis homolog dem Palaeostoma, der hintere Theil homolog dem präoralen Darm. Auf die Beziehungen der ectodermalen Hypophysisanlage zu der Anlage der beiden Geruchsorgane und die daraus sich ergebenden Folgerungen komme ich bei der Anatomie des Geruchsorganes zurück.

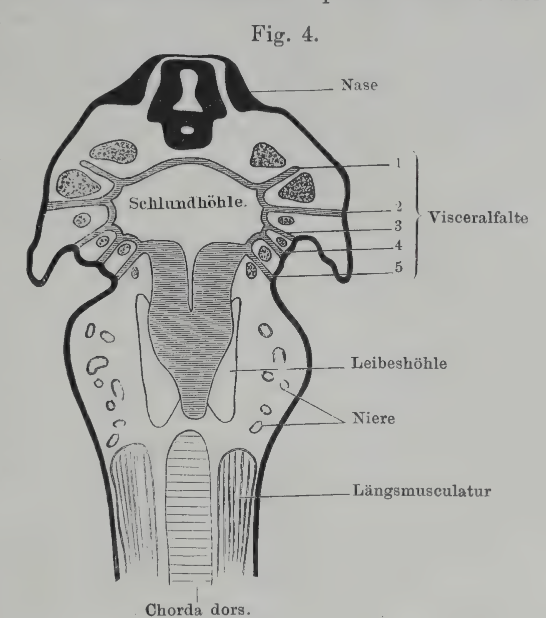
Von der Kupffer'schen Darstellung der Hypophysisentwickelung weichen die Schilderungen anderer Autoren ab. Valenti (95) lässt zwar auch einen entodermalen Antheil des Organes gelten, sieht diesen aber nicht in der von Kupffer als präoralen Darm bezeichneten Ausstülpung, sondern in einer anderen, die er mit Kiemenspalten in eine Reihe zu stellen geneigt ist. Von den meisten anderen Autoren wird dagegen die nur ectodermale Herkunft der Hypophysis vertreten (Goette, Orr, Lundborg). Neuerdings hat Corning (1899) die Frage aufs Neue gründlich geprüft und ist ebenfalls zu einer Bestätigung und Erweiterung der alten Goette'schen, und demnach zu einer Negirung der Kupffer'schen Darstellung gelangt. Nach Corning entsteht die Hypophysis bei *Rana esculenta* und *Rana temporaria* nur aus einer ectodermalen Anlage, die der inneren Schicht des Ectoderms (nicht dem Deckblatt) entstammt; eine ectodermale Anlage betheiligt sich nicht. Die von Kupffer beschriebene und für eine Hypophysisanlage gehaltene entodermale Zellmasse ist anders zu beurtheilen: als vorderster Theil des Kopfmesoderms, das sich vom Entoderm aus in der Medianlinie bildet und mit seinen medianen Theilen eine Fortsetzung der Chorda bis zur ectodermalen Hypophysisanlage darstellt, ohne jemals wirklich Chordastructur anzunehmen. So würde sich die Thatsache erklären, dass die „Chorda" sich nicht bis zum Ectoderm erstreckt: die Rückbildung erfolgt eben sehr früh.

Auch von dem vordersten Theile des entodermalen Darmrohres, also von dem entodermalen Abschnitt des späteren Kopfdarmes, nehmen wichtige Gebilde ihre Entstehung. Neben dem soeben schon erwähnten, aber nicht als sicher gestellt zu betrachtenden Hypophysisantheil sind hier in erster Linie zu nennen die Schlundfalten, deren bei unseren Fröschen, wie wohl bei allen schwanzlosen Amphibien, fünf zur Entwickelung kommen. Ihre erste Anlage und ihr Verhalten auf frühen Stadien ist zuerst von Goette für Bombinator, neuerdings von Spemann für *Rana fusca* vortrefflich dargestellt worden.

Die fünf Schlundfalten legen sich an als transversale, senkrecht zur *Chorda dorsalis* stehende Falten des Entoderms der Schlundhöhle — nicht alle zu gleicher Zeit, sondern von vorn nach hinten fortschreitend —, und verschmelzen alle zeitweilig mit dem Ectoderm, das ihnen entgegenwächst, so dass die äussere Hälfte der noch schmalen Falte vom Ectoderm, die innere vom Entoderm gebildet wird (Spemann), s. Fig. 4. Anfangs stellen die Schlundfalten compacte Zellmassen dar, erst später findet eine Aushöhlung der letzten vier, und damit die Ausbildung wirklicher Spalten statt. Vier offene Kiemenspalten, hervorgegangen aus der zweiten, dritten, vierten und fünften Schlundfalte, functioniren während

des Larvenlebens. An den drei ersten, auf den Zungenbeinbogen folgenden, echten Kiemenbögen bilden sich sehr frühzeitig (schon vor dem Ausschlüpfen, Naue) äussere Kiemen, die aber nur kurze Zeit functioniren, dann von einer, vom Zungenbeinbogen aus nach hinten auswachsenden Opercularfalte überdeckt werden und alsdann atrophiren. An ihre Stelle treten innere Kiemen an den Kiemenbögen. Durch die Verwachsung der Opercularfalte mit der äusseren Haut kommt jederseits eine Kiemenhöhle zu Stande, in die hinein die inneren Kiemen ragen, und in die sich auch die vier zwischen den fünf letzten Schlundbögen (Zungenbeinbogen und vier Kiemenbögen) gelegenen Kiemenspalten öffnen. Die beiderseitigen Kiemenhöhlen stehen durch einen ventral vom Herzbeutel gelegenen queren Verbindungsgang in offener Communication unter einander; die linke öffnet sich durch das unpaare, bei *Rana* links gelegene „Spiraculum" nach aussen. Auf die sonstigen speciellen Einrichtungen des larvalen Kiemenapparates kann hier nicht weiter eingegangen werden; nähere Darstellungen finden sich bei Goette (75), Boas (82), Maurer (87 und 88), F. E. Schulze (88), Naue (90).

Fig. 4.



Schematischer Horizontalschnitt einer 8 cm langen Larve von Rana fusca. Nach Fr. Villy.

Dagegen erfordert das Schicksal der Schlundfalten und der Kiemen noch eine kurze Betrachtung.

Die erste Schlundfalte (Hyomandibularfalte) bricht niemals durch, wird also niemals zu einer wirklichen Schlundspalte. Ihr unterer Theil verstreicht mehr und mehr, der obere wächst dagegen in einen Stumpf und dann in einen langen Strang aus: die Anlage der Paukenhöhle. Die Paukenhöhle geht somit aus der ersten Schlundfalte hervor; die genaueren Einzelheiten dieses Vorganges werden bei der Lehre vom Gehörorgan besprochen werden. Eine Betheiligung von Zellmaterial der ersten Schlundfalte am Aufbau der Thymus, wie sie von Maurer für *Rana esculenta* angegeben ist (s. Schema Fig. 5), wird von Spemann in Abrede gestellt.

Die zweite Schlundfalte (Hyobranchialfalte, zwischen Zungenbeinbogen und dem ersten Branchialbogen gelagert) kommt zum Durchbruch und mündet später in die Kiemenhöhle [1]). Von ihrer dorsalen Kante aus entwickelt

[1]) Die Angaben der Autoren darüber lauten allerdings verschieden. Nach Goette bildet sich die Hyobranchialfalte bei Bombinator zurück, ohne durchzubrechen; Boas (1882) dagegen giebt an, dass die Zahl der „inneren Kiemenlöcher" bei der Froschlarve die gleiche sei, wie bei der Salamanderlarve, d. h.

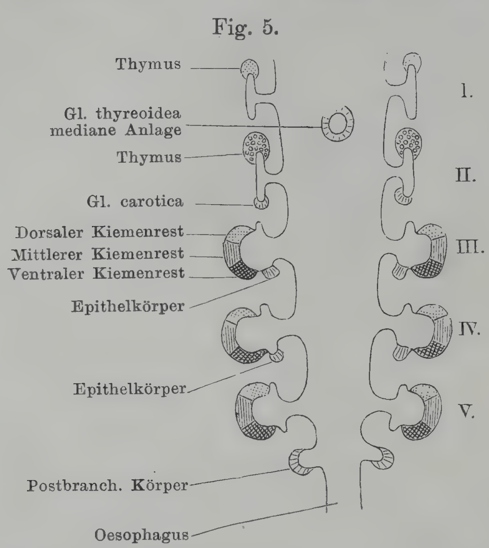
sich in früher Larvenperiode eine solide Epithelknospe, die sich später abschnürt und die Anlage der Thymus darstellt (de Meuron, Maurer, Spemann).

Die dritte, vierte und fünfte Schlundfalte höhlen sich und brechen nach der äusseren Haut durch.

Gleichzeitig mit der Entwickelung der inneren Kiemen entstehen bei jungen Kaulquappen die Carotidendrüse und die Epithelkörperchen, die von Maurer für einander entsprechende Bildungen gehalten werden.

Die *Glandula carotica* (s. Theil II, S. 293) wird epithelial angelegt als ein solider Zapfen, der vom Epithel des ersten echten Kiemenbogens an dessen ventralem Ende ausgeht, sich nach oben zwischen die Arterien dieses Bogens und die davorliegende ventrale Fortsetzung der Vene des gleichen Bogens hinein erstreckt und bald abschnürt. Zur Zeit der Metamorphose wuchert es zu dem späteren mächtigen Gebilde heran, wobei sich auch Elemente der Gefässwand betheiligen (Maurer).

Fig. 5.



Schematische Darstellung der Schlundfalten und ihrer Derivate bei Anuren. Nach Maurer. (NB. Die Thymusanlage der ersten Falte wird von Spemann bestritten.)

Kurz nach der Carotidendrüse entstehen weiter hinten noch andere solide Epithelknospen, die die Anlagen der Epithelkörperchen bilden. Sie gehen von den ventralen Enden der dritten und vierten Schlundfalte (also zwischen erstem und zweitem, und zwischen zweitem und drittem eigentlichen Kiemenbogen) aus und schnüren sich rasch ab. Maurer betrachtet die Carotidendrüse als eine ihnen entsprechende Bildung und hält es für möglich, dass auch an der fünften Spalte hin und wieder eine solche Knospe sich bildet. Schliesslich entsteht vom Kopfdarm (ausser der Lunge) noch der sogenannte postbranchiale Körper. Er erscheint sehr früh (bei Larven von *Rana esculenta* von 7 mm Länge, Maurer) als eine halbkugelige Ausbuchtung der ventralen Schlundwand zur Seite des späteren Kehlkopfeinganges, zwischen diesem und der fünften Schlundfalte, also genau an der Stelle, wo eine sechste Schlundfalte zu erwarten wäre. Die Abschnürung dieser Ausbuchtung erfolgt sehr rasch.

Somit finden sich schon bei Larven ausser der Schilddrüse die Thymus, Carotidendrüse, die Epithelkörperchen und der postbranchiale Körper.

---

vier, die erste wäre die Hyobranchialspalte; auch Maurer beschreibt eine durchgängige Spalte zwischen Zungenbeinbogen und erstem Branchialbogen. Andererseits sprechen F. E. Schulze (1888, für *Pelobates fuscus*) und Naue (1890, *Rana temporaria* und *esculenta*) von nur drei Kiemenspalten, die zwischen den vier Kiemenbögen liegen. Auf eigenen Serien von *Rana fusca* finde ich eine durchgehende Spalte zwischen Zungenbeinbogen und ersten Branchialbogen, also im Ganzen vier Spalten, wie Boas und Maurer.

Diesen Gebilden gegenüber stehen dann die, die erst bei der Metamorphose im Anschluss an die Obliteration der Kiemenhöhle und an die Rückbildung der Kiemen entstehen, die Kiemenreste. Am wichtigsten ist bei Rana der ventrale Kiemenrest jeder Seite, der durch Wucherung des vordersten ventralen Endes der Kiemenhöhle entsteht und auch beim erwachsenen Frosch als ein grosses lymphoides, früher für die Schilddrüse gehaltenes Knötchen erhalten bleibt. Mittlere Kiemenreste verschwinden beim Frosch sehr rasch, und ebenso bildet sich ein lymphatisches Knötchen rasch zurück, das als dorsaler Kiemenrest sich aus der dorsalen Wandung der Kiemenhöhle zur Zeit ihrer Obliteration bildete.

Die soeben gegebene Uebersicht schliesst sich durchaus an die Darstellung von Maurer an; etwas specieller werden die Entwickelungsvorgänge noch bei Schilderung der einzelnen Organe zur Sprache kommen.

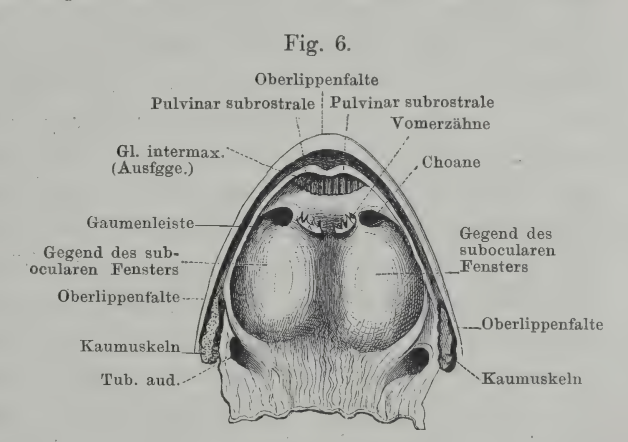
Die weiteren Derivate des Kopfdarmes werden in ihrer Entwickelung später behandelt werden.

3. Specielle Configuration und Wandungen der Kopfdarmhöhle.

3. Specielle Configuration und Wandungen der Kopfdarmhöhle.

Am Mundhöhlendach wird die äusserste Umsäumung gebildet von einer Oberlippenfalte, die aussen von der äusseren Haut, innen von Schleimhaut überzogen ist. Sie stellt nur einen sehr schmalen freien Saum dar, der vom unteren Rande der *Processus dentales ossis intermaxillaris* und *ossis maxillaris* herabhängt und die ebenfalls über diesen Rand hervorragenden Zähne von aussen völlig bedeckt. Die Falte hört jederseits am Mundwinkel auf, aussen von dem Wulst des *M. temporalis*, setzt sich also nicht auf den Unterkiefer fort. Ihr hinterster Abschnitt geht vom *Os quadrato-maxillare* aus.

Fig. 6.

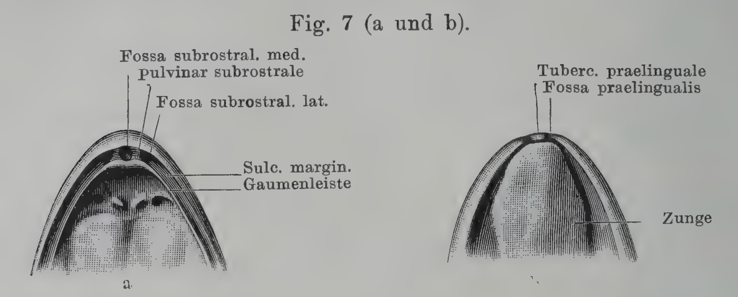


Dach des Cavum oro-pharyngeale. (Aus der ersten Auflage, nach Wiedersheim.) Die Ausführungsgänge der Intermaxillardrüse sind künstlich sichtbar gemacht.

Innen von der Oberlippenfalte folgt zunächst die intermaxillare und maxillare Zahnreihe, und innen von dieser und dem *Processus dentalis* des Zwischen- und Oberkiefers der *Sulcus marginalis*, eine tiefe Rinne, bestimmt für die Einlagerung des Unterkieferrandes. Sie

wird innen begrenzt durch eine nicht sehr hohe Schleimhautleiste (Gaumenleiste), die dem freien Rande der *Processus palatini* des Zwischen- und Oberkiefers ansitzt und nach innen vorspringt. Die genannten Knochenfortsätze bilden somit zum Theil den Grund des *Sulcus marginalis*. Vorn, hinter der Kieferspitze, vertieft sich der Sulcus zu der *Fossa subrostralis media*, in deren Tiefe die Naht zwischen den Gaumenplatten beider Zwischenkiefer liegt. Die seitliche

Fig. 7 (a und b).



Relief des oberen und unteren Begrenzungsrandes der Mundhöhle.

Begrenzung dieser Grube bildet jederseits ein weiches Polster, *Pulvinar subrostrale*, zu dem sich die erwähnte niedrige Schleimhautleiste jederseits erhebt, und das gerade unter der Lücke zwischen den beiden Spitzen des *Processus palatinus ossis intermaxillaris* gelegen ist. Seitwärts von jedem Polster findet sich wieder je eine flachere Grube: *Fossa subrostralis lateralis*; sie bildet den etwas vertieften Anfang des *Sulcus marginalis* und liegt genau ventral von der Syndesmose zwischen den *Processus palatini* des Zwischen- und Oberkiefers. Dem eben geschilderten Relief am Rande des Mundhöhlendaches schmiegt sich das des Unterkieferrandes innig an, wie weiter unten aus einander zu setzen sein wird.

Hinten, am Mundwinkel, findet der *Sulcus marginalis* sein Ende am Vorderrand des durch den *M. temporalis* gebildeten Wulstes. Aussen von diesem hört die Oberlippenfalte auf, innen von ihm verstreicht die Gaumenleiste. Vor dem Wulst verbreitert sich das hintere Ende des Sulcus zu einer flachen dreieckigen Grube, entsprechend dem Winkel, in dem das *Os pterygoideum* und das *Os maxillare* zusammenstossen, und von dieser flachen Depression aus dringt noch eine besondere ziemlich tiefe Schleimhauttasche dorsalwärts.

Das von der Gaumenleiste umzogene Gebiet ist das eigentliche Dach der Mundrachenhöhle. Es wird in seinem vordersten Theile hauptsächlich von der Unterfläche der Ethmoidalregion des Chondro-

craniums und den angelagerten Deckknochen, Prämaxillare, Maxillare, Vomer und Palatinum auf jeder Seite, gebildet. Dahinter ist das Skelet am Dach der Mundhöhle sehr lückenhaft; es wird nur vom *Os parabasale*, den *Ossa pterygoidea* und der Ventralfläche des *Os occipitale laterale* hergestellt. Zwischen diesen Knochen bleibt jederseits eine sehr grosse Lücke: *Foramen suboculare.* Sie wird verschlossen durch den *M. levator bulbi oculi* und durch sehnige Membranen, die diesen Muskel ergänzen. Solcher ergänzender Membranen finden sich drei: im vorderen lateralen, hinteren lateralen und hinteren medialen Winkel des *Foramen suboculare.* Der Muskel bildet mit den ergänzenden Membranen den Boden der grossen Orbitotemporalhöhle.

Im vorderen Abschnitt des Mundhöhlendaches liegt jederseits die Choane. Sie stellt eine im Ganzen querovale, nach aussen verschmälerte Oeffnung dar, die nicht genau in einer Horizontalebene gelagert ist, sondern derartig schräg, dass der vordere Rand etwas mehr ventral steht, als der hintere. Der mediale Rand, sowie die medialen Abschnitte des vorderen und des hinteren Randes der Choane werden gestützt vom Vomer, auf dem die Schleimhaut fest haftet. Diese Abschnitte der Choanenumrandung sind daher fest und zugleich scharf. Die laterale, von Knorpeln gestützte Hälfte des Hinterrandes ist mehr abgerundet, nicht scharf vorspringend. Die grössere laterale Hälfte des Vorderrandes zeigt das bemerkenswertheste Verhalten: sie besitzt keine Skeletstütze, sondern wird nur von Schleimhaut gebildet, die wie eine Klappe den äusseren Theil der Choane von vorne her überdeckt und auch den Hinterrand der Choane überschneidet („Gaumenfortsatz“, Seydel). Sie endet verschmälert, dorsal von der Gaumenleiste.

In dem prächoanalen Theil des Mundhöhlendaches, an dem die Schleimhaut fest haftet, schimmern manchmal die Ausführungsgänge der *Glandula intermaxillaris* durch. Zwischen beiden Choanen liegen die beiden Häufchen der Vomerzähne (Fig. 6).

Am Dach des hinteren Abschnittes des *Cavum oro-pharyngeale* findet sich jederseits, medial von dem Mundwinkel, das *Ostium pharyngeum tubae auditivae.* Es wird vorn, medial und lateral, vom *Os pterygoideum* umrandet.

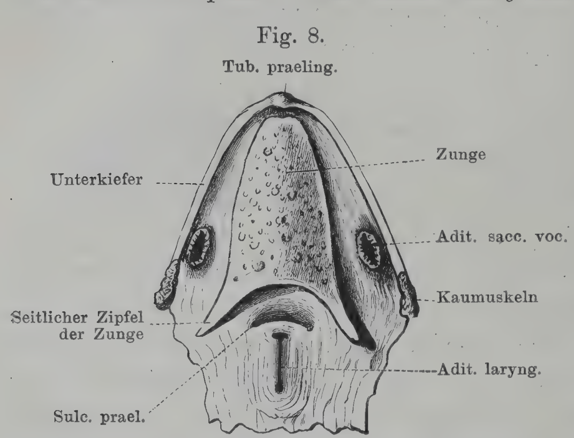
Hinter diesen beiden Ostia folgt noch eine längere Strecke des Mundhöhlendaches bis zum Eingang in den Oesophagus, der dem zweiten Wirbel entspricht.

Dem Gesagten zu Folge repräsentirt das Dach der Mundrachenhöhle einen primitiven Zustand; zur Ausbildung eines secundären Gaumens ist es noch nicht

gekommen. Als erste Andeutung eines solchen ist der „Gaumenfortsatz“ anzusehen, durch den ein, allerdings kleiner, Theil des *Cavum oris* in engere Beziehung zur Nasenhöhle gebracht wird (die „seitliche Nasenrinne“, Seydel; Kieferhöhle früherer Autoren). Die *Apertura interna* der Nasenhöhle erhält dadurch den Charakter einer secundären Choane (Seydel). Das Genauere wird bei der Anatomie des Geruchsorganes zur Sprache kommen.

Am Mundhöhlenboden wird die äussere Umrandung gebildet durch den Meckel'schen Knorpel, der von der glatten, straff gespannten Schleimhaut überzogen ist: er bietet so eine abgerundete Oberfläche und passt in den *Sulcus marginalis* des Oberkiefers. Die beiderseitigen Ränder ziehen mit nach aussen convexer Krümmung nach vorn; ihre vorderen Enden werden aber durch ein besonders quer verlaufendes Verbindungsstück vereinigt. Dies entspricht dem Verhalten des Unterkieferskeletes, da der vorderste Theil des Meckel'schen Knorpels, als *Pars mentalis* des *Os dentale* verknöchert, von dem knorplig bleibenden Hauptttheil des Meckel'schen Knorpels medialwärts abgeknickt ist (s. Skeletlehre S. 56). Der Winkel, in dem diese Abknickung erfolgt, springt etwas dorsalwärts vor und bildet eine vortretende Erhebung des Unterkieferrandes, die in die *Fossa subrostralis lateralis* am Oberkiefer passt. Auch die medialen Enden der beiderseitigen *Partes mentales* der Dentalia und die sie verbindende Symphyse bedingen einen, medialen, Höcker, das *Tuberculum praelinguale*, bestimmt für die Einlagerung in die *Fossa subrostralis media* des Oberkiefers. Zwischen dem medianen Höcker und den beiden lateralen bleibt jederseits eine Einsenkung, *Fossa praelingualis*: in diese lagert sich das *Pulvinar subrostrale* des Oberkiefers.

Fig. 8.



Boden des Cavum oro-pharyngeale. (Aus der ersten Auflage, nach Wiedersheim.)

So ist also das Relief am Rande des Unterkiefers das genaue Negativ von dem des Oberkiefers, und es kann dadurch eine sehr innige Aneinanderlagerung beider, und ein sehr fester Schluss der Kiefer erreicht werden, der für den Athmungsmechanismus von

Werth wird (s. Athmungsmechanismus bei: Anatomie der Respirationsorgane).

Umschlossen von dem geschilderten Rande liegt der eigentliche Boden der Mund- und Rachenhöhle. In seiner vorderen Partie, hinter dem *Tuberculum praelinguale*, wurzelt die Zunge, deren breiter Körper im Ruhezustand den mittleren Bezirk des Mundhöhlenbodens überlagert, so dass nur schmale Partieen jederseits unbedeckt bleiben. Im hintersten Abschnitt des Bodens liegt eine niedrige ovale Erhebung, die *Prominentia laryngea*, auf deren Höhe sich der *Aditus laryngis*, in Form eines, im Ruhezustande geschlossenen, Längsspaltes findet. Die Prominenz wird vorn durch einen tiefen, caudalwärts concav gekrümmten *Sulcus praelaryngeus* begrenzt, der dem Hinterrand des *Corpus cartilaginis hyoideae* zwischen den Wurzeln beider *Processus thyreoidei* entspricht. Im Gebiet der *Prominentia laryngea* bildet das Knorpelgerüst des Kehlkopfes und bedeckende Muskeln die Unterlage für die Schleimhaut, während in dem davor befindlichen (sublingualen) Bereiche das *Corpus cartilaginis hyoideae*, und seitwärts von diesem Muskeln des Mundbodens (*M. geniohyoideus*, *M. submaxillaris*), sowie das *Cornu principale* des Zungenbeins sich in submucöser Lagerung finden.

Beim Männchen liegt schliesslich jederseits am Boden der Mundhöhle der *Aditus sacci vocalis*, medial von dem Mundwinkel.

4. Die Schleimhaut des Cavum oro-pharyngeale und ihre Organe.

4. Die Schleimhaut des Cavum oro-pharyngeale und ihre Organe.

a) Die Schleimhaut.

a) Die Schleimhaut.

Die Schleimhaut der Mundrachenhöhle (abgesehen von Zunge und *Saccus vocalis*) überzieht die Wandungen des Raumes in verschiedener Weise. Nur an wenigen Stellen ist sie mit denselben durch kurzes submucöses Gewebe verbunden; in viel grösserer Ausdehnung wird sie von ihnen durch weite submucöse Lymphräume getrennt. Die Grenzen der fest angehefteten Schleimhautpartieen und der submucösen Lymphräume wurden auf S. 496 ff. des zweiten Theiles genau geschildert. Danach ist die Schleimhaut fest angeheftet: am Mundhöhlendache nur in der Ethmoidalregion und längs des Oberkieferrandes; am Mundhöhlenboden wesentlich in den seitlichen Partieen, im Bereiche der *Prominentia laryngea*, in einem vor dieser gelegenen medianen und je einem vor und lateral von ihr befindlichen lateralen Felde (Theil II,

Fig. 141). An den übrigen Stellen wird sie durch weite Lymphräume, die im zweiten Theile genaue Schilderung fanden, von der Unterlage getrennt.

Die Schleimhaut ist in den vorderen Partieen des Bodens wie des Daches faltenlos, weiter hinten finden sich dagegen Falten, die radiär gegen die Mündung des Oesophagus gestellt sind. Die am Mundhöhlenboden ziehen seitlich von der *Prominentia laryngea* entlang, die selbst faltenlos ist. Unter der Zunge bedingt die sehr dünne Schleimhaut zahlreiche quer verlaufende Fältchen.

Bau der Schleimhaut.

Zunächst sei die Oberlippenfalte betrachtet. Dieselbe hat durchaus den Charakter einer Hautfalte, die beiderseitig von geschichtetem Plattenepithel bedeckt ist. Doch fehlt unter dem Epithel der Innenfläche die unter der Epidermis vorhandene Pigmentzellschicht. Auch die Hautdrüsen hören am freien Rande der Oberlippenfalte auf, und nur hin und wieder findet sich eine vereinzelte Drüse an der Innenfläche der letzteren. Die Grundlage der Falte ist straffes Bindegewebe; Bruner hat darin einen aus glatten Muskelfasern bestehenden *M. labialis superior* beschrieben.

Der feinere Bau der übrigen Schleimhaut bietet manche Differenzen, je nach den verschiedenen Localitäten. Abgesehen von der Zunge und dem *Saccus vocalis* zeigt sich Folgendes.

Zu unterscheiden sind das *Stratum proprium* und das Epithel.

1. Epithel.

Das Epithel der Mundrachenschleimhaut ist geschichtet und von dem der äusseren Haut unterschieden dadurch, dass die oberste Lage sich aus Flimmerzellen aufbaut, zwischen denen Becherzellen reichlich verstreut sind. Gegen das mehrschichtige Plattenepithel der Epidermis grenzt sich das Flimmerepithel der Schleimhaut scharf ab. Die Grenze verläuft am Oberkieferrande im Grunde des *Sulcus marginalis*, also medial von der Zahnleiste, am Unterkieferrande entlang der Höhe des Wulstes, den dieser Rand bildet (über dem Meckel'schen Knorpel). An diesen Linien schliessen sich die beiden Epithelien mit scharfen Grenzen an einander an. Es werden somit die Innenfläche der Oberlippenfalte, sowie der *Sulcus marginalis* und der Unterkieferrand in ihrer äusseren Hälfte noch von mehrschichtigem Plattenepithel überzogen.

Nach Maurer's Schilderung haben (bei *Rana fusca*) die Zellen der tiefen Lage unregelmässig cubische Form; darauf folgen mittlere Lagen, in welchen zwischen cubischen Zellen Becherzellen in verschiedenen Ausbildungszuständen sich finden. Letztere erreichen mit ihren schlanken birnförmig verjüngten Zellkörpern zum Theil die freie Oberfläche des Epithels. Die oberflächliche Zelllage besteht aus cubischen oder cylindrischen Zellen, die an ihrer Oberfläche mit Flimmerhaaren besetzt sind. — Holl unterscheidet ausser den Flimmer- und Becherzellen noch eine dritte in oberflächlicher Lage befindliche Zellform als Körnerzellen, meist langgestreckte Gebilde, im Inneren erfüllt von einer Masse glänzender, das Licht stark brechender Körner, die zwischen einem feinen Fadengerüst sich befinden. Durch die mit der Entleerung des Inhaltes verbundene Contraction der Wandung erhalten diese Zellen sehr mannigfaltige, eigenthümliche Formen. Holl ist der Ansicht, dass diese Körnerzellen von den gewöhnlichen Becherzellen zu trennen sind, da bei den letzteren der Inhalt zwischen

dem Fadengerüst homogener Natur ist. Er hält es nicht für unmöglich, dass das Secret dieser Körnerzellen noch eine andere specifische Eigenschaft (Gift?) besitze, als das der Becherzellen, denen vor Allem die Schleimproduction zufällt.

Zwischen den Flimmer-, Becher- und Körnerzellen finden sich specifische Sinnesorgane (Geschmacksorgane Aut., Tastorgane Bethe). Zahlreich sind sie am Mundhöhlendach; am Mundhöhlenboden sitzen die meisten in der Nähe des Kehlkopfeinganges (Holl). Genaueres über ihre Vertheilung und ihren Bau siehe in der Anatomie der Sinnesorgane.

Eigentliche Drüsen fehlen (abgesehen von der Intermaxillar- und der Rachendrüse), dagegen findet man auf Querschnitten oft sehr reichlich Einsenkungen des Epithels, in die hinein sich das Flimmer- und Becherepithel fortsetzt. Holl bezeichnet sie als Crypten; die meisten sind wohl die Durchschnitte von Rinnen, die am häufigsten in der Längsrichtung verlaufen. Sie finden sich am Mundhöhlenboden, medial von dem Randwulste und auch am medialen Umfange des letzteren. Auch am Mundhöhlendache sind sie, aber in verschiedener Zahl, zu finden, sowie an der Gaumenleiste.

2. *Tunica propria.*

Die *Tunica propria* ist eine ziemlich dicke, fibröse Membran, in ihrem Bau dem Corium des Integumentes ähnlich, nur von geringerer Dicke. Sie besteht aus Bindegewebslamellen, die wieder aus Fibrillen zusammengesetzt sind. Letztere laufen in der einzelnen Lamelle parallel, in benachbarten aber sich rechtwinklig kreuzend. Zwischen dieser kräftigen Schicht und dem Epithel findet sich noch eine dünne subepitheliale Schicht, die aus spärlichen, sich durchflechtenden, zarten Bindegewebsfibrillen und sehr wenigen Bindegewebszellen besteht. (Maurer).

Am Mundhöhlendach bildet die *Tunica propria* unter den Sinnesorganen papillenartige Erhebungen. Dass die Verbindung der *Tunica propria* mit der Unterlage an den verschiedenen Stellen eine verschiedene ist, wurde schon bemerkt (S. 15).

Eine besonders starke Entwickelung erfährt die *Tunica propria* an der Gaumenleiste, deren Grundlage sie bildet.

Was das *Pulvinar subrostrale* jeder Seite anlangt, so liegt demselben ein dickes Polster eines eigenthümlichen maschigen Gewebes zu Grunde. Zunächst sei bemerkt, dass die *Glandula intermaxillaris* keinen Antheil am Zustandekommen der genannten Verdickung besitzt. Zwischen den beiden Spitzen, in die sich die *Pars palatina* des *Os intermaxillare* gabelt, spannt sich eine derbe fibröse Membran aus, die die *Glandula intermaxillaris* von dem Polster trennt. Von dieser Membran aus ziehen derbe Stränge ventralwärts, die unter einander anastomosiren und so ein grobes Maschenwerk formiren. Sie finden ihr Ende an der *Tunica fibrosa* des *Pulvinar*. Rechtwinkelig zu den groben Balken des Maschenwerkes verlaufen feinere Fasern und ebenso sind Zellen zu constatiren, deren längliche Kerne in der Hauptsache quer angeordnet sind. Welche Bedeutung dem erwähnten Maschenwerke (glatte Muskelzellen?) zukommt und welcher Natur sein Inhalt ist, bleibt noch zu untersuchen. Die Bedeutung des ganzen Polsters dürfte darin zu suchen sein, dass es sich genau in die *Fossa praelingualis* einpresst und dadurch zu dem festen Verschluss der Kiefer beiträgt. Das Epithel des Pulvinars ist das gewöhnliche Flimmerepithel mit Becherzellen. Sinnesorgane fehlen hier. Die oben schon erwähnten Einsenkungen des Epithels sind auch auf den Polstern vorhanden, aber in verschiedener Ausbildung. In ihnen sind die Becherzellen reichlich vertreten.

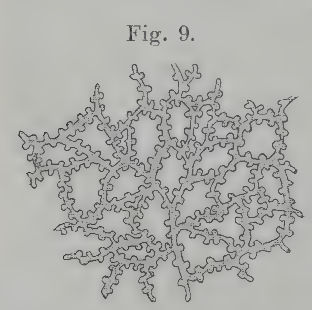
Blutgefässe der Schleimhaut.

Die Arterienstämmchen am Dache der Mundhöhle gehen im vorderen Abschnitt vor Allem von der *A. palatina* (aus der *A. carotis interna*) aus; dazu kommt die *A. maxillaris superior* (Ast der *A. temporalis*). Im hinteren Abschnitt verbreiten sich Aeste aus dem *R. auricularis* der *A. cutanea magna*. Am Mundhöhlenboden (abgesehen von der Zunge) kommen in Frage: Aeste der *A. carotis externa* und der *A. laryngea*.

Das venöse Blut strebt nach verschiedenen Richtungen: in die *Vena jugularis interna* (durch die *V. palatina medialis* und die *V. tympanica superior*, s. Theil II, S. 394), ferner in die *V. jugularis externa* (durch die *V. pharyngea*) und in die *V. cutanea magna* (durch die *V. palatina anterior* und die *V. infratympanica*).

Die feinere Vertheilung der Blutgefässe in der Mundhöhlenschleimhaut ist, besonders am Mundhöhlendach, wiederholt untersucht worden und hat neuerdings zu Controversen Anlass gegeben. Nach der einen Ansicht, die die ältere ist und neuerdings wieder von Joseph, gegenüber der nachher zu erwähnenden zweiten Darstellung, mit Bestimmtheit vertreten wird, „bildet das Blutgefässsystem des Gaumens ein dicht unter dem Epithel gelegenes subepitheliales Capillarnetz, dessen einzelne Aestchen ein System von epithelwärts gerichteten Divertikeln tragen; diese erscheinen in ein gleichgeformtes System von Einbuchtungen der Epithelbasis eingelagert“ (Joseph). Diese eigenthümlichen Divertikel der Capillaren hat Beale (1863) abgebildet („*peculiar diverticula*“ nennt er sie), vor Allen aber Langer genau beschrieben. Nach Langer finden sie sich an allen Capillaren der Schleimhaut des Mundes und des Schlundes, mit Ausnahme jener der Zunge, bis hart an den Mageneingang heran. Langer betrachtet sie als eine nicht zur vollen Ausbildung gekommene Form von Gefässschlingen, und die ganze Einrichtung als eine eigenthümliche Form von Papillen, deren Besonderheit in der Unvollständigkeit der capillaren Schlinge, sowie in dem Mangel an bedeckendem Bindegewebe liegt. Die Divertikel an den Capillaren des Froschgaumens wurden ferner gesehen von Carter und besonders von Schöbl. (An der Zunge wurden sie beobachtet von Cohnheim und Arnold.) Schöbl (Fig. 9) findet divertikeltragende Capillaren beim Frosch nicht nur am Gaumen, sondern auch an der Schleimhaut des Unterkiefers bis zur Zungenwurzel und an den Rändern derselben, sowie längs der ganzen Speiseröhre. — Alle diese Schilderungen vertreten die Auffassung, dass die Divertikel sich zwar über das Niveau der *Tunica propria* gegen das Epithel, resp. in Einbuchtungen desselben vordrängen, und so eine besonders innige Berührung des Epithels mit den Capillaren bewirken, aber nicht eigentlich in das Epithel eindringen. Letzteres scheint dagegen die Auffassung von Holl zu sein, und wird ganz besonders bestimmt behauptet von Maurer. Maurer unterscheidet, genau der Ausdehnung des Flimmerepithels entsprechend, ein subepitheliales und ein intraepitheliales Gefässnetz. Stärkere Arterienzweige durchsetzen nach ihm die *Tunica propria* und bilden in der subepithelialen Lage ein mächtiges Capillarnetz, dessen Gefässlumina beträchtlich weit sind. Von diesem ausgehend treten Capillaren auch in das Epithel

Fig. 9.



Divertikeltragendes Capillarnetz aus dem vorderen Theil des Mundhöhlendaches von Rana esculenta. Nach Schöbl.

ein und setzen sich bis in die mittleren Lagen hinein fort, so dass sie die Becherzellen zum Theil umspülen und bis an die basale Fläche der oberflächlichen Flimmerzellen verfolgbar sind. Maurer bezeichnet somit das Epithel geradezu als vascularisirt; es würden nach dieser Auffassung nicht blosse Divertikel, sondern wirkliche Gefässschlingen zwischen die Epithelzellen eindringen.

Was die Bedeutung dieser innigen Berührung der Capillaren mit dem Epithel anlangt, die zweifellos besteht, mag die eine oder die andere Darstellung richtig sein, so hat Holl die Einrichtung als in Beziehung zur Respiration stehend gedeutet. Diese Auffassung schliesst sich an die Deutung ähnlicher Befunde an, die an der Haut von Amphibien (Leydig) und am Mitteldarm von Cobitis (Lorent) gemacht wurden. Maurer sieht die ursprüngliche Bedeutung der Einrichtung in einer besseren Ernährung des Epithels, und hält die respiratorische Bedeutung, die er auch annimmt, für secundär. Auch Joseph vermuthet die Ermöglichung des Gasaustausches durch die Mundhöhlenschleimhaut als functionelle Bedeutung der Einrichtung. Dagegen weist Oppel darauf hin, dass zur sicheren Annahme dieser Anschauung vor Allem Veränderungen der die Capillardivertikel deckenden Epithelzellen nachzuweisen seien, was bisher nicht geschehen sei. Diesem Bedenken füge ich noch ein weiteres hinzu, das die Blutversorgung betrifft. Die respiratorische Function der Mundrachenhöhlenschleimhaut dürfte doch vor Allem in den Partieen der Schleimhaut zu suchen sein, die von Gefässen des respiratorischen Kreislaufes, also von den Schleimhautästen der *A. cutanea magna* gespeist werden. Denn letztere führt (s. Gefässlehre) hochvenöses Blut. Nun ist aber das Hauptgefäss der Schleimhaut des Mundhöhlendaches die *A. carotis interna*, die, den bisherigen Angaben zu Folge, das höchstarterielle Blut von allen Gefässen des Körpers führt. Allerdings bestehen Anastomosen der *A. palatina* mit Aesten des *R. auricularis* der *A. cutanea magna* (s. Gefässlehre S. 287), aber doch dürfte in dem grösseren vorderen Bezirk des Mundhöhlendaches die *A. carotis interna* das Uebergewicht haben, während die Aeste des *R. auricularis* der *A. cutanea magna* mehr die hinteren Gebiete der Mundrachenhöhle versorgen. Daraus geht hervor, dass die respiratorische Bedeutung der fraglichen Einrichtung zum Mindesten nicht die einzige sein kann, und dass sie überhaupt noch nicht als bewiesen gelten darf.

Die Venen sind besonders reich entwickelt auf der Dorsalseite des Rachens; sie bilden hier ein vollkommenes „venöses Wundernetz" (Schöbl). Dasselbe besitzt im Ganzen dreieckige Form; die Basis des Dreiecks liegt cranial, etwa entsprechend dem Atlanto-Occipitalgelenk, die Spitze ist caudalwärts gerichtet und liegt bereits auf dem Oesophagus. Das Blut dieses Netzes fliesst gegen die lateral-vorderen Ecken des dreieckigen Feldes hin in die *V. palatina medialis* und durch diese in die *V. jugularis interna* jeder Seite. In die hintere Spitze des Wundernetzes senkt sich noch eine unpaare *Vena oesophagea dorsalis media* (Schöbl) ein.

Lymphgefässe der Schleimhaut.

Die Lymphgefässstämmchen am Mundhöhlendach ziehen (Langer) an den Blutgefässen entlang, begleiten dieselben bis an die feineren Verästelungen, wo sie sich ablösen und in selbständiger Astfolge in die Capillaren auflösen. Am Zwischenkiefer ziehen zwei grössere Aeste in querem Verlaufe, und von diesen gehen einerseits einzelne Aestchen radiär nach hinten zwischen die Ausführungsgänge der *Glandula intermaxillaris*, andererseits Zweige zu den beiden subrostralen Polstern. Langer konnte auch die Capillaren des Kiefersaumes (d. i. der Gaumenleiste) injiciren, und fand, dass dieselben ein dichtes Flächennetz mit

engen Maschen und gröberen Gefässchen bilden, welches zwischen die Blutcapillaren und die Gefässstämmchen zu liegen kommt. Die an den Ausführungsgängen der *Glandula intermaxillaris* laufenden Röhrchen bilden ein lockeres, durch quere Anastomosen verknüpftes Netz, welches die Gänge umgiebt und sich längs derselben bis in das Parenchym der Drüse fortsetzt. — Die grösseren submucösen Lymphräume sind anderwärts geschildert (Gefässlehre).

Nerven der Schleimhaut.

Der hauptsächlichste Nerv der Schleimhaut des Mundhöhlendaches ist der *R. palatinus* des *N. facialis*. Dazu kommt für das vordere Gebiet noch der *R. maxillaris superior*, wahrscheinlich auch der *R. ophthalmicus* des Trigeminus. Wie gross der Antheil der einzelnen Nerven an der Versorgung der Schleimhaut ist, und wie sie sich qualitativ unterscheiden, ist auf Grund der anatomischen Präparation, in Folge ihrer Anastomosen, nicht zu sagen. Der Verlauf der in Betracht kommenden Aeste ist im zweiten Theile geschildert worden (s. Theil II, S. 137: *R. medialis narium* des *R. ophthalmicus N. V*; S. 139: *R. maxillaris superior* des *N. V*; S. 143: *R. palatinus* des *N. VII*; — ferner Fig. 39 auf S. 145). — Was die feinere Vertheilung der Nerven anlangt, so sind in dem postchoanalen Theil der Schleimhaut des Munddaches zwei Plexus zu unterscheiden: ein markhaltiger und ein markloser (Stirling und Macdonald, Bethe). Der markhaltige liegt tiefer, an der Dorsalfläche und zwischen den dorsalen Schichten der Gaumenschleimhaut; in ihm sind eine grosse Anzahl von sympathischen Ganglienzellen (mit Spiralfaser) eingestreut (Stirling und Macdonald). Nach Bethe versorgen die markhaltigen Nervenfasern vorzugsweise die Sinneshügel des Gaumens, in der Art, dass in jeden Hügel zwei Nervenfasern eintreten. (Genaueres wird bei der Anatomie der Sinnesorgane angegeben werden.) Bald nach dem Eintritt in die Hügel geben die markhaltigen Nerven einen oder auch mehrere, meist stark varicös erscheinende Fasern ab, die den Hügel wieder verlassen und dicht unter dem Epithel dahinlaufend sich vielfach verzweigen. Diese Zweige füllen den Raum zwischen den Hügeln aus und schieben sich mit denen, welche von den benachbarten Hügeln ausgehen, durch einander, ohne mit ihnen jemals Anastomosen einzugehen. Ihre Hauptmasse tritt zwischen die Zellen des Epithels und endet hier an gewissen dunkelkernigen Zellen der tieferen Lagen vermittelst rundlicher Endknöpfe (Bethe).

Der zweite, marklose, Plexus ist in mehreren Schichten in der Schleimhaut angeordnet. Mit dem markhaltigen Plexus steht er in Verbindung durch marklose Fasern, die sich von den stärkeren Stämmen des letzteren ablösen. Diese Fasern gehen in Zellen über, von denen wieder mehrere Fasern zu ähnlichen Zellen verlaufen, um in diese ohne merkliche Unterbrechung überzugehen. Von diesem kernführenden Nervennetz aus begeben sich Aeste ins Epithel und enden hier mit eigenthümlichen dreilappigen, geschwänzten Platten an den Flimmerzellen. Vielleicht geben sie auch noch die Innervirung für die Becherzellen ab. Ein anderer Theil dieser nervösen Zellen tritt mittelst seiner Fortsätze in directe Verbindung mit einem ähnlichen Netz, welches die Arterien und Venen umspinnt (über das Verhalten der Nerven zu den Gefässen des Gaumens s. Stirling und Macdonald). — Die Nervenendigungen an den Becherzellen hat Bethe in Gestalt kleiner Endknöpfe dargestellt, doch konnte die betreffende Faser nie sehr weit proximalwärts verfolgt werden, so dass ihre Herkunft dunkel blieb. — Im Epithel des Munddaches kommen somit nach Bethe, abgesehen von den Endigungen in den Sinnesorganen, noch drei Arten von Endigungen an Zellen vor: 1. an Becherzellen, 2. an Flimmerzellen, 3. an tieferen dunkelkernigen Zellen.

Die beiden Nervenplexus sind wohl zuerst von Stirling und Macdonald ausführlich geschildert worden; mit moderner Technik bearbeitet wurden sie besonders durch Bethe. Aus dessen Arbeit sind die meisten obigen Angaben entnommen.

Im hinteren Gebiet des Daches der Mundrachenhöhle verbreitet sich der *N. glossopharyngeus* (*R. pharyngeus anterior superior*). In der Seitenwand des hinteren Abschnittes, sowie am Boden des ganzen Raumes kommen Aeste des *N. glossopharyngeus* (*R. postlingualis, Rr. sublinguales laterales*) und des *N. vagus* (*R. pharyngeus posterior superior, R. laryngeus longus*) in Betracht.

Die respiratorische Bedeutung der Schleimhaut des *Cavum oro-pharyngeale.*

Die respiratorische Bedeutung der Schleimhaut des Cavum oro-pharyngeale.

Die respiratorische Function der Schleimhaut der Mundrachenhöhle beim Frosch ist von Marcacci genauer studirt worden. Marcacci fand sie beträchtlicher als die respiratorische Function der Haut; Frösche, die ihrer beiden Lungen beraubt wurden, vermögen mehrere Tage lang zu leben, vorausgesetzt, dass man die Kehlschwankungen nicht verhindert, während Frösche, die durch Zustopfen des Maules allein auf die Hautathmung angewiesen sind, schon nach einigen Stunden zu Grunde gehen. Die Erfahrungen von Camerano an lungenlosen Urodelen bestätigen die respiratorische Bedeutung des *Cavum oro-pharyngeale.* Somit sind die bekannten oscillatorischen Kehlschwankungen, die sich an jedem Frosche sehr leicht beobachten lassen, zu verstehen als Bewegungen, die eine Ventilation der Luftmasse in der Mundhöhle bewirken, und so zunächst dem Gasaustausch durch die Schleimhaut zu Gute kommen. Daneben werden sie aber auch von günstigem Einfluss sein auf die Qualität des in die Lungen geschluckten Luftquantums (s. Respirationsmechanismus).

Die genaue Localisation der respiratorischen Function der Mundrachenhöhle ist noch nicht festgestellt. Würde dem oben erwähnten Verhalten der Capillaren zum Epithel überall eine Bedeutung für die Respiration zukommen, so würde eine solche nicht nur in der gesammten Schleimhaut der Mundrachenhöhle, inclusive der Zunge, sondern auch in der Nasen- und Paukenhöhle anzunehmen sein, denn auch hier sind die Divertikel an den Capillaren durch Schöbl gefunden worden. Es wurde aber bereits erwähnt, dass diese Vorstellung bisher noch nicht bewiesen ist. Forscht man der Gefässversorgung nach, die doch wohl das wichtigste Kriterium zur Entscheidung der Frage sein muss, so ergiebt sich, dass der hintere Theil der Mundrachenhöhle und die Paukenhöhle hauptsächlich Sitz der respiratorischen Vorgänge sein dürften. Denn hier verbreiten sich Aeste des *R. auricularis* der *A. cutanea magna*, welch' letztere als Ast der *A. pulmo-cutanea* hochvenöses Blut führt. Mit Rücksicht darauf, dass die Paukenhöhle ihre Entstehung aus der Hyomandibularspalte nimmt, ist dieses Ergebniss besonders interessant.

b) Besondere Organe der Mundschleimhaut.

b) Besondere Organe der Mundschleimhaut.

Mundhöhlendrüsen.

Mundhöhlendrüsen.

Von Mundhöhlendrüsen finden sich beim Frosche, ausser den Zungendrüsen, nur die in ihrer Gesammtheit einen unpaaren Körper darstellende *Glandula intermaxillaris*, sowie jederseits die sogenannte Rachendrüse (Born). Beide Drüsen stellen nicht einheitliche Ge-

bilde dar, sondern sind Complexe, Aggregate einer Anzahl von kleinen schlauchförmigen Einzeldrüschen, von denen jedes seinen besonderen Ausführungsgang besitzt. Die functionelle Bedeutung des schleimigen Secretes ist zunächst offenbar die, die Nahrung, die bekanntlich in grossen Bissen und häufig in Form trockener, hartschaaliger Insecten genommen wird, anzufeuchten und schlüpfrig zu machen. Ob dem Secrete daneben noch eine specifische Wirkung zukommt, z. B. eine Giftwirkung auf die Beute, steht dahin; Wiedersheim konnte sich von der Giftwirkung des Intermaxillardrüsensecretes nicht überzeugen. Irgend eine sonstige lösende oder umwandelnde Einwirkung des Secretes auf die Nahrung ist ebenfalls nicht bekannt. Dagegen kommt dem Secret der Intermaxillardrüse durch seine Klebrigkeit noch eine besondere Aufgabe zu.

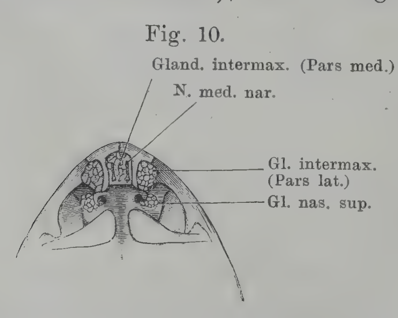
Die *Glandula intermaxillaris*, wie die Rachendrüse, nehmen ihre Entstehung von der Schleimhaut des Mundhöhlendaches, sind somit in vergleichend-anatomischer Hinsicht als Drüsen des „primären Gaumens“ zu betrachten.

1. Glandula intermaxillaris.

1. *Glandula intermaxillaris.*

Die *Glandula intermaxillaris* wird durch eine grosse Anzahl einzelner, aus vielfach gewundenen Schläuchen bestehender Drüsen zusammengesetzt; mit 20 bis 25 Ausführungsgängen münden die Schläuche am Dache der Mundhöhle aus. Der ganze drüsige Körper, von gelblichem Aussehen, liegt dicht unter der Haut der Schnauze, und nimmt hier das *Cavum praenasale* und das *Cavum subnasale* ein, d. h. die Räume, die zwischen dem vorderen und dem unteren Umfang der knorpeligen Nasenkapsel einerseits und den beiden *Ossa intermaxillaria* und *Ossa maxillaria* andererseits bestehen (s. Skeletlehre, S. 48). Die Drüse liegt somit in der Hauptsache ausserhalb der Nasenkapsel (vor und unter derselben); doch dringen ihre Schläuche auch durch die *Fenestra naso-basalis* (s. Skeletlehre, S. 47, sowie Fig. 23 und 24) in den unteren Raum der Nasenkapsel hinein und verfilzen sich hier innig mit denen der *Glandula nasalis inferior* (Born). Andererseits lagern sich die Schläuche der Drüse auch in die Höhlung an der Hinterfläche der *Pars facialis* des Zwischenkiefers jeder Seite ein und drängen sich sowohl

Fig. 10.

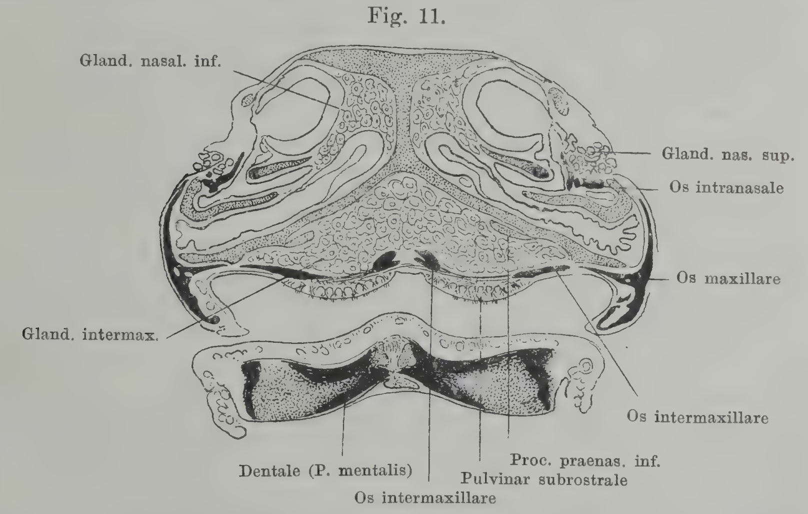


Schnauzenspitze von Rana esculenta mit den äusserlich sichtbaren Theilen der Intermaxillar- und oberen Nasendrüse.

zwischen beiden Zwischenkiefern als auch seitwärts von einem jeden bis unter die Haut vor (Fig. 10). Hier werden die drei Abschnitte der Drüsen von je einer kräftigen Bindegewebsmembran bedeckt, an denen die dicke Haut sehr fest haftet. Schliesslich schieben sich seitliche Drüsenschläuche auch unterhalb des knorpeligen Nasenbodens, zwischen diesem und dem *Processus palatinus* des Oberkiefers, eine Strecke weit nach rückwärts, an der Basis der als Gaumenleiste bezeichneten Schleimhautverdickung gelagert (Fig. 12). Durch die Drüse hindurch ziehen jederseits die *Cartilago praenasalis inferior* (Skeletlehre, S. 46), sowie das Ende des *N. medialis narium* (Endast des *R. ophthalmicus* des *N. trigeminus*).

Der massige Drüsenkörper erstreckt sich rückwärts, so weit als die beiden Spitzen der *Pars palatina* des Zwischenkiefers reichen, d. h. so weit, als das *Cavum subnasale* sich nach hinten ausdehnt. Der hinterste Theil des Drüsenkörpers liegt dorsal von den beiden *Pulvinaria subrostralia*, wird von jedem derselben aber durch eine Membran getrennt, die zwischen den beiden Spitzen der *Pars palatina* des Zwischenkiefers ausgespannt ist (Fig. 11). Von hier aus ziehen dann

Fig. 11.

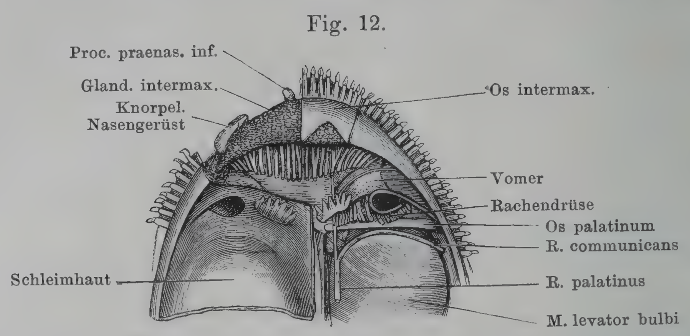


Querschnitt durch die Schnauze einer jungen Rana fusca (ganze Länge 45 mm), um die Lage der Glandula intermaxillaris im Cavum subnasale zu zeigen. Der Schnitt geht durch die Pulvinaria subrostralia hindurch.

die 20 bis 25 Ausführungsgänge der Drüse in geradlinigem oder mehr schrägem Verlaufe rückwärts, zwischen dem knorpligen Boden der Nasenkapsel und der Schleimhaut wie Orgelpfeifen neben einander liegend. In einiger Entfernung vor den Vomerzähnen durchsetzen sie

neben einander die Schleimhaut, in einer quer verlaufenden, leicht nach hinten convex gekrümmten Linie, deren Ende jederseits sich ein wenig caudalwärts umbiegt. Meist vereinigen sich einige der Ausführungsgänge auf ihrem Verlaufe noch mit einander (Fig. 12).

Fig. 12.



Glandula intermaxillaris und Rachendrüse. Rechterseits ist das Os intermaxillare und der vordere Theil des Maxillare entfernt. Die Schleimhaut ist linkerseits, sowie im vorderen Gebiet der rechten Seite fortgenommen.

Die Ausführungsgänge, wie ihre perlschnurartig neben einander aufgereihten Oeffnungen lassen sich schon am frischen Froschkopf zur Anschauung bringen, wenn man den anhaftenden Schleim vorsichtig abwischt; weit besser freilich durch verschiedene andere Vorbehandlungen. So durch Behandlung mit Müller-scher Flüssigkeit und darauf folgender Färbung mit Beale'schem Carmin (Wiedersheim). Sehr schön sieht man sie auch nach Behandlung mit 20 proc. Salpetersäure und nachträglichem Auswaschen, wodurch die Schleimhaut glasig durchsichtig wird.

Ihrem feineren Bau nach besteht die Drüse aus langen, stark gewundenen Drüsenschläuchen, die jedoch bisweilen, wenn auch nicht häufig, eine Theilung zeigen und seitlich kleine Ausbuchtungen aufsitzen haben (Zeller).

Die Schläuche der Intermaxillardrüse sind von sehr hohen Cylinderzellen ausgekleidet, die in einfacher Schicht einer *Membrana propria* aufsitzen. Der Kern liegt ganz an der Basis der Zelle. In den Ausführungsgängen finden sich längere und zugleich schmälere Zellen mit Flimmerbesatz. Zwischen die Schläuche der Drüse dringen von dem umgebenden Bindegewebe verschiedene starke Septa ein, in denen sich Gefässe und Nerven verbreiten. Von den Nerven ist es vor Allem der *N. palatinus* (*Facialis*), der sich hier verzweigt, aber zugleich auch mit dem *R. medialis narium* (Ast des Trigeminus) anastomosirt. Welcher Nerv die secretorischen Fasern führt, ist experimentell noch nicht nachgewiesen; da aber die Drüse ihre Entstehung von der Schleimhaut des Mundhöhlendaches aus nimmt, so dürften jene Fasern in dem *N. palatinus* vermuthet werden. Von Arterien gelangen zur Intermaxillardrüse: die *A. palatina* (aus der *A. carotis interna*), der *R. palato-nasalis* (aus der Anastomose der *A. palatina* mit der *A. maxillaris superior*) und die *A. medialis narium* (aus dem *R. orbito-nasalis* der *A. occipito-vertebralis*). Als venöse Abflussbahnen kommen die *V. orbito-nasalis* und wohl auch die *V. palatina medialis*, sowie die *V. nasalis externa* (zur *V. facialis*) in Betracht. Die Ausführungsgänge der Drüse sind, nach Langer, in capillare Gefässringe eingeschoben, die von Strecke zu Strecke die nebenher laufenden Arterien und Venen mit einander verbinden. Im Parenchym

der Drüse selbst ist die Anordnung im Wesentlichen dieselbe: die Arterien verzweigen sich, mit den Tubulis fortlaufend, und umgreifen dieselben mit capillaren Ringen. Die an den Ausführungsgängen laufenden Lymphcapillaren bilden, ebenfalls nach Langer, ein lockeres, durch quere Anastomosen verknüpftes Netz, welches die Gänge umgiebt und sich längs derselben bis in das Parenchym der Drüse fortspinnt. — Nach Infusion von indigschwefelsaurem Natron in das Blut des lebenden Thieres fand Zeller Farbstoffablagerungen sowohl im interstitiellen Gewebe der Drüse, wie zwischen den Epithelien der Schläuche, aber nicht in den Zellen. Die intercellularen Abscheidungen hingen continuirlich mit den interstitiellen zusammen. Zeller schliesst daraus, dass die Intercellulargänge, resp. ihre im Leben flüssige oder zähweiche Ausfüllungsmasse die Ernährungsbahnen für die Zellen darstellen.

Wie Wiedersheim, der die Intermaxillardrüse eingehend bearbeitete, zeigte, besitzt das Secret eine excessive Klebrigkeit; es wird von der nach vorn umklappenden Zunge abgestrichen und befähigt letztere besonders dazu, einen vortrefflichen Fangapparat für die zu erhaschende Beute abzugeben. Durch die beiden beweglichen Zwischenkiefer wird ein comprimirender Einfluss auf die Drüse ausgeübt werden können, so, wenn durch Contraction der Kieferschliessmuskeln der Unterkiefer gehoben und damit das *Tuberculum praelinguale* in die *Fossa subrostralis media* eingepresst wird.

Die Drüse besitzt ein Homologon bei sämmtlichen Urodelen, nur dass sie hier nicht vor der Nase, sondern zwischen beiden Nasenhöhlen, in das hier hohle Septum zu liegen kommt (*Glandula internasalis*). (Wiedersheim.) Beim Frosch wurde die Intermaxillardrüse von Fr. Leydig zuerst beschrieben.

2. Rachendrüse.

2. Rachendrüse.

Das mit dem Namen Rachendrüse bezeichnete Organ wird durch eine Anzahl einzelner, mit gesonderten Ausführungsgängen versehener Drüschen dargestellt, die halbkreisförmig um den lateralen, hinteren und medialen Umfang der Choane angeordnet sind (Fig. 12). Ihre Hauptmasse liegt medial. Sie münden hinter der Choane am Dach der Mundhöhle aus; eine Anzahl Schläuche zieht sich aber auch an der Aussenwand in die Choane hinein und mündet dort aus (Born). Die lateralen Drüschen liegen am lateralen Umfang der Choane unter der fibrösen Haut, die das Nasale und das *Maxillare superius* verbindet, und weiter hinten an der Ventralfläche des schmalen Abschnittes der knorpeligen Nasenkapsel, der die Choane von hinten begrenzt. Die anschliessenden mittleren Drüschen liegen ebenfalls zwischen Knorpel und Schleimhaut, die mehr medialen auf der Ventralfläche des schmalen Fortsatzes des Vomers, der hier die Choanenbegrenzung übernimmt. Die mittleren Drüschen reichen rückwärts bis auf die Ventralfläche des Palatinum. Die medialen Drüsen schliesslich liegen wieder zwischen knorpeligem Nasenkapselboden und Schleimhaut, lateral und hinten von dem Zahnhäufchen des Vomer; eine Anzahl der Schläuche dringt aber auch von lateral her auf die Dorsalfläche des Vomer, gerade

über dem Zahnhäufchen, zwischen den Knochen und den Knorpel der Nasenkapsel. Zwischen den medialen Drüsenmassen zieht der *N. palatinus* (VII) nach vorn, dessen *R. communicans* (*cum N. maxillari superiore*) hinter den mittleren Drüschen nach aussen läuft. Von beiden Nerven sind feine Zweigchen (*Rr. postchoanales*) zu constatiren, die sich zwischen den Drüsenschläuchen verbreiten (s. Nervenlehre, S. 145).

Der Name Rachendrüse ist von Born, dem Entdecker der Drüse, eingeführt, und ich habe ihn beibehalten, weil er seitdem sich als *Nomen appellativum* eingebürgert hat. Dass er, streng genommen, nicht correct ist, liegt auf der Hand, doch würde es nicht leicht sein, einen anderen Namen als Ersatz einzuführen. Die Bezeichnung *Glandulae palatinae laterales* würde das Missliche haben, dass ja das Mundhöhlendach des Frosches, an dem die Drüse liegt, streng genommen, nicht als Palatum aufzufassen ist.

In Folge des eigenthümlichen Verhaltens, dass ein Theil der Drüsenschläuche sich zwischen dem Boden der Nasenkapsel und dem Vomer, und zwar gerade über dem Zahnhäufchen desselben, ausbreitet, wird nothwendiger Weise ein Ausdrücken der Drüse bei Druck gegen die Vomerzähne erfolgen müssen.

Zähne.

Zähne.

1. Vertheilung, Function, Anordnung, Zahl.

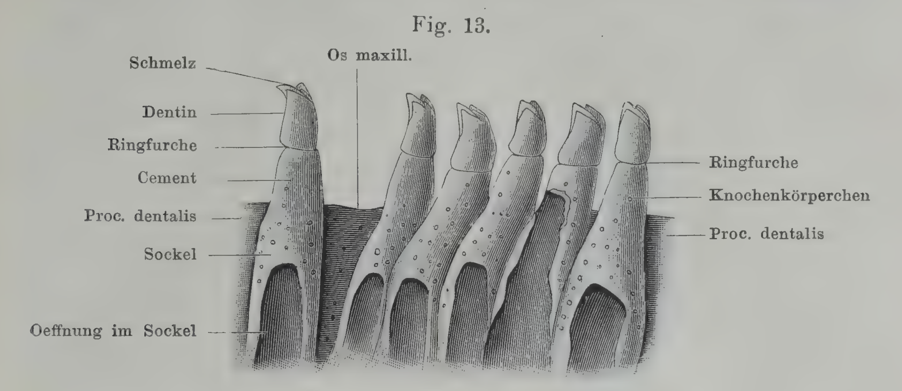
1. Vertheilung, Function, Anordnung, Zahl.

Zähne finden sich beim Frosch in sehr grosser Anzahl innen am oberen Kieferrande, hier auf den Intermaxillaria und Maxillaria sitzend, und dazu in zwei kleinen Häufchen am vorderen Theile des Mundhöhlendaches zwischen den Choanen auf den Vomeres. Dagegen fehlen sie am Unterkiefer vollständig. Die Zähne sind durchweg einförmig und klein; sie stecken tief in der *Mucosa oris*, nur mit ihren rückwärts gerichteten Spitzchen hervorsehend, und sind somit oft leichter durch das Gefühl, als durch das Auge erkennbar. Die Zähne des Oberkieferrandes werden zudem durch die feste Oberlippenfalte von aussen bedeckt. Die Art der Befestigung der Zähne auf den Knochen, ihre geringe Grösse und Stärke, die Gleichartigkeit ihrer Gestalt, der Mangel eines festen Widerlagers am Unterkiefer stehen mit der Art ihrer Verwendung in Einklang, die nur in Ergreifen und Festhalten, nicht aber in einer Zerkleinerung der Nahrung zu sehen ist.

Die Anordnung der jeweilig functionirenden Zähne ist auf allen genannten Knochen eine einreihige. Die Kieferzähne sitzen der Hinterfläche des *Processus dentalis ossis intermaxillaris*, sowie der Innenfläche des *Processus dentalis ossis maxillaris* an, und sind hier in der Art befestigt, dass nur ihre Spitzentheile allseitig frei über die Kante der Knochenfortsätze hervorragen. O. Hertwig zählte beim Frosch gegen 50 festgewachsene Zähne in jeder Kieferhälfte; ebenso

fand Wiedersheim bei einem mittelgrossen Exemplare von *Rana esculenta* in jeder Kieferhälfte über 50 Zähne. Auch die Vomerzähne

Fig. 13.



Ein Stück des Maxillare vom Frosch, mit Zähnen. Von innen gesehen. 20 Mal vergrössert. Nach O. Hertwig.

sitzen an der Hinterfläche einer niedrigen Knochenleiste (*Processus dentalis*); ihre Zahl ist fünf bis zehn; nach W. Smith selten mehr als sieben oder acht.

Wofern die Zahnreihe vollständig ist, sind die basalen Abschnitte der Zähne mit ihren sich berührenden Flächen unter einander verschmolzen; an den Vomerzähnen ist dies in so hohem Maasse der Fall, dass dieselben an macerirten Schädeln das Bild einer am oberen Rande ausgezackten Knochenwand liefern (O. Hertwig). Lücken, durch Ausfall einzelner Zähne bedingt, finden sich innerhalb der Zahnreihe (an den Kiefern, wie am Vomer) häufig.

Durch den Ausfall abgenutzter Zähne wird natürlich die Zahl der jeweilig functionirenden Zähne verändert. Wenn dann die Lücke durch einen Ersatzzahn wieder ausgefüllt wird, schliesst sich die Reihe an dieser Stelle wieder. So kann ein und dasselbe Individuum, zu verschiedenen Zeiten untersucht, eine verschiedene Anzahl von Einzelzähnen darbieten. Ein besonderes Moment, welches die Zahl der Zähne beeinflusst, liegt in dem Alter des Thieres. Bei jungen Fröschen ist die Zahl der Vomerzähne eine kleinere als bei erwachsenen, und in hohem Alter nimmt sie wieder ab bis zu völligem Verschwinden. Sogar die *Processus dentales* werden dann resorbirt. In einigen Fällen findet man dann Vomerzähne nur noch auf einer Seite. Wo der Vomer schon zahnlos war, besassen die Kieferknochen noch einige Zähne (W. Smith).

Nach Leydig geben die Vomerzähne ein charakteristisches Merkmal zur Unterscheidung der einheimischen Froschspecies ab. Die beiden Gruppen der Vomerzähne von *Rana esculenta* stehen danach mehr in der Quere, bei den beiden anderen Arten mehr winkelig zusammenneigend, die Einzelzähne von *Rana esculenta* sind spitzer als die von *Rana fusca* und *Rana arvalis*. Auch zwischen *Rana fusca* und *Rana arvalis* sollen Unterschiede charakteristischer Art vorhanden sein. Die Zahngruppen bei *Rana arvalis* sollen eirunde Inseln,

die von *R. fusca* schmale Leisten bilden; die zwei Gruppen von *R. fusca* sollen zudem schräger und enger zusammenstehen, als die von *R. arvalis.* Schliesslich soll auch der einzelne Vomerzahn von *R. fusca* länger, spitzer und gebogener sein als der von *R. arvalis.* Nach genauen Untersuchungen von W. J. Smith sind die genannten Verschiedenheiten nicht zur Differentialdiagnose zwischen *R. fusca* und *R. arvalis* zu verwerthen, da auch bei Individuen derselben Species in den erwähnten Charakteren grosse Verschiedenheiten vorkommen.

Die Zähne der Amphibien, und somit auch speciell die des Frosches, sind zwar vielfach beschrieben worden, wurden aber in fundamentaler umfassender Weise erst behandelt durch O. Hertwig 1874. Aus diesen Untersuchungen erwuchs die allgemein wichtige und bedeutungsvolle Lehre, die die knöchernen Skeletstücke in der Mundschleimhaut der Wirbelthiere aus einer Verschmelzung von Zahnbildungen herleitet. Die genetische Zusammengehörigkeit der Zähne einerseits, sowie der Knochen, denen sie ansitzen, andererseits, ist freilich bei den Anuren nicht mehr ontogenetisch nachweisbar; beide Bildungen entstehen hier selbständig von einander. Wohl aber lassen die Urodelen jenen genetischen Connex erkennen, und in dem sehr späten Auftreten der Zähne bei den Anuren darf der Grund dafür gesehen werden, dass beide Elemente selbständige Entwickelungswege einschlagen. — Der hier gegebenen Darstellung ist überall die Schilderung von O. Hertwig zu Grunde gelegt.

2. Der Einzelzahn.

2. Der Einzelzahn.

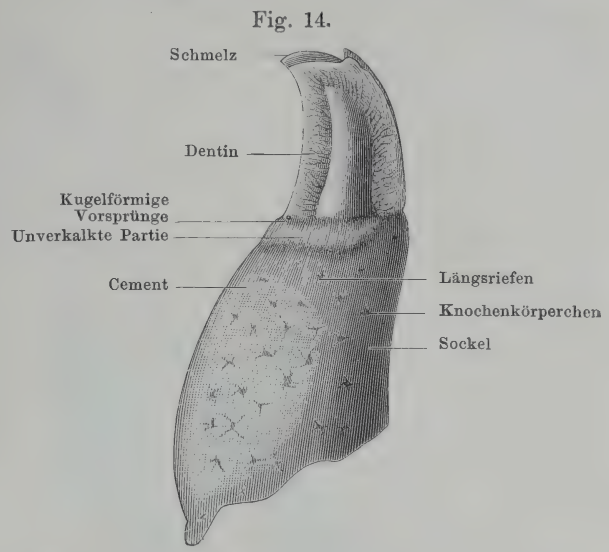
a) Form, Grösse, makroskopischer Bau.

Der Einförmigkeit der Function entspricht die Einförmigkeit der Gestalt der Zähne. Die Form des Einzelzahnes ist die eines schlanken Kegels, mit einem in der Richtung der Zahnreihe abgeplatteten basalen Abschnitt und einer gegen die Mundhöhle und rückwärts gebogenen zweizinkigen Spitze. Die Oberfläche des Kegels ist nicht vollkommen glatt, sondern nach seiner Basis zu mit sehr feinen Längsriefen bedeckt.

In der Grösse stehen die Vomerzähne hinter den Kieferzähnen zurück, aber auch letztere zeigen unter einander geringe Differenzen der Grössen. Die intermaxillaren und die vorderen maxillaren Zähne sind am grössten; gegen das Gelenkende hin nimmt die Grösse allmählich ab. An dem ganzen Zahnkegel sind ein oberer und ein unterer Theil: die Zahnkrone und der Zahnsockel, zu unterscheiden. (Dabei ist der Zahn in der Stellung gedacht, dass seine Basis unten, seine Spitze oben liegt.) An getrockneten oder an mit Natronlauge behandelten Zähnen werden beide Abschnitte durch eine ringförmige Furche, etwas oberhalb der Mitte des Kegels, von einander geschieden. Hier findet leicht eine wirkliche Trennung beider von einander statt, so dass man an macerirten Knochen häufig eine Anzahl Sockel ohne Kronen findet. An nicht getrockneten Zähnen ist zwar von der Einschnürung nichts zu sehen, da sie bedingt ist durch ein

Eintrocknen der hier befindlichen unverkalkten Wandpartie, doch ist die unverkalkte Wandpartie meist erkennbar und die Zahnkrone (vermittelst einer Nadel) ein wenig gegen den Zahnsockel beweglich. Der ganze Zahnkegel ist hohl, er umschliesst eine geräumige Pulpahöhle. Diese ist an der Zahnspitze eng, erweitert sich an der Basis und öffnet sich hier an die Oberfläche. Die Oeffnung ist an den Kieferzähnen gross und liegt an der inneren Wand des untersten Sockelabschnittes (an den intermaxillaren Zähnen an deren Hinterwand). An den Vomerzähnen liegt die Oeffnung an der Hinterwand des Sockels.

Fig. 14.



Zahn vom Frosch. 45 Mal vergrössert. Nach O. Hertwig.

Die Zahnkrone endet nicht in einer einfachen Spitze, sondern in deren zwei. Von dieser ist die der Mundhöhle zugekehrte die grössere und hauptsächlichste; die zweite sitzt ihrer Aussenseite an und ist viel kleiner. Sie ist daher auch nur bei Profilbetrachtung des Zahnes deutlich erkennbar.

Dass der Sockel zum Zahn, und nicht, wie manche frühere Autoren meinten, zum Knochen gehört, folgt nach O. Hertwig daraus, dass beim Zahnwechsel die Krone und der Sockel zerstört und wieder neu gebildet werden. Auch ist selbst an ausgebildeten Zähnen noch die Grenze von Zahnsockel und Knochen mikroskopisch erkennbar (s. später).

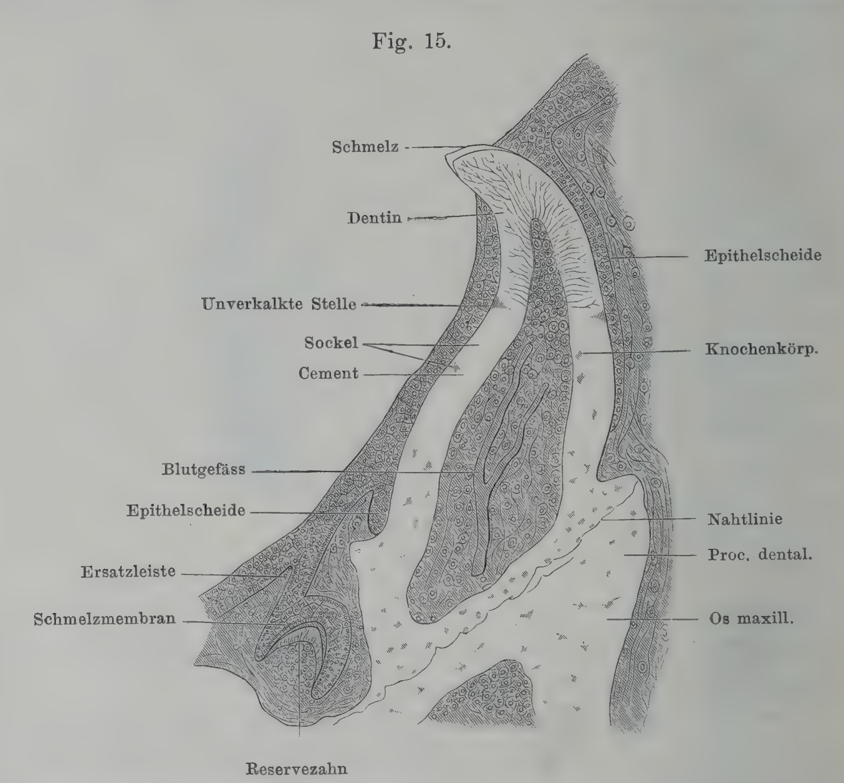
b) Feinerer Bau des Zahnes.

Am Aufbau des Zahnes betheiligen sich vor Allem dreierlei verschiedene Hartgebilde: das Dentin, der Schmelz und das Cement. Die Krone besteht aus Dentin und Schmelz, der Sockel aus Cement. Die Krone und der obere Theil des Sockels werden aber noch von einem dünnen, besonders resistenten Häutchen, der Zahncuticula, überzogen. Das Innere des Zahnes wird von der *Pulpa dentis* eingenommen.

a) Das Dentin bildet die Hauptmasse der Zahnkrone. Es besteht aus einer homogen aussehenden Grundsubstanz, in der sehr feine und zahlreiche Zahnbein-

röhrchen von der inneren zur peripheren Oberfläche, meist parallel, verlaufen. Nach der Peripherie zu theilen sie sich in feine Zweige und hängen unter einander durch zahlreiche Nebenästchen zusammen, auf diese Weise ein dichtes

Fig. 15.



Senkrechter Durchschnitt durch einen Oberkieferzahn vom Frosch. 70 Mal vergrössert. Nach O. Hertwig.

Röhrennetz bildend. In den oberflächlichen Zahnbeinschichten finden sich einige Interglobularräume. Die der Pulpahöhle zugekehrte Innenwand des Zahnbeins ist nicht glatt, sondern mit vorspringenden Kugeln und Zacken besetzt.

b) Der Schmelz überzieht die Oberfläche der Zahnkrone bis zur Mitte herab in dünner, nach abwärts noch sehr rasch abnehmender Schicht. Er ist farblos. Verdünnten Salzsäurelösungen und mässig starker Essigsäure leistet der Schmelz lange Widerstand, während das Dentin und das Cement früher ihren Kalkgehalt verlieren. Dadurch erweist er sich eben als etwas vom Dentin Verschiedenes. Ein Aufbau aus Prismen kommt ihm nicht zu, dagegen wird er von feinen Röhrchen durchsetzt, die unmittelbare Verlängerungen der Zahnbeinröhrchen bilden: Schmelzröhrchen. Ausserdem lässt er parallel zur Oberfläche abwechselnd helle und dunkle Streifen, Schichtungsstreifen, unterscheiden.

c) Die Zahncuticula ist eine selbst den stärksten Säuremischungen Widerstand leistende Membran, die den Schmelz überzieht, aber noch weiter herabreicht, als dieser: sie bedeckt auch den von Schmelz freien unteren Theil des Zahnkronendentins und den oberen Theil des Sockels.

d) Das Cement, das den Zahnsockel bildet, besitzt keine Zahnbeinröhrchen; seine Grundsubstanz erscheint auf Längsschnitten undeutlich streifig und faserig, auf Horizontalschnitten dagegen fein punktirt und körnig. In die Grundsubstanz eingeschlossen sind zahlreiche Knochenkörperchen, die von runder oder ovaler Form sind und unter einander durch feine, sich verästelnde Ausläufer zusammenhängen. — Wie das Dentin, so ist auch das Cement verkalkt; nur auf der Grenze gegen die Krone hin bleibt ein Theil der Sockelsubstanz unverkalkt und bildet die schon erwähnte ringförmige, weichere Zone, die mit dem Alter schmäler wird, aber nur hin und wieder völlig verschwindet. — Durch das Cementgewebe sind die Zähne mit den Skeletknochen in noch zu erörternder Weise verbunden. Wo benachbarte Zähne mit ihren Sockeln unter einander verwachsen sind, werden die Pulpahöhlen dieser Zähne nur durch eine einfache Cementwand geschieden, die durchbohrt ist.

e) Die *Pulpa dentis* wird von einem zellenreichen Bindegewebe gebildet, und auf ihrer Oberfläche von einer zusammenhängenden epithelähnlichen Schicht bedeckt. Letztere setzt sich von dem unterliegenden Gewebe nicht scharf ab, und besteht aus spindelförmigen Zellen, die in der Zahnkrone Ausläufer in die Dentinröhrchen schicken. Im Zahnsockel liegen die Zellen der Wand der Pulpahöhle an, ohne in deren Cementsubstanz einzudringen. In der Zahnkrone besitzt die Schicht die Bedeutung einer Odontoblastenschicht, im Zahnsockel die einer Cementmembran oder Osteoblastenschicht. Durch die weite Oeffnung an der Innenwand des Sockels dringen Blutgefässe ins Innere der Pulpa ein, die im Inneren der Höhle in feinere Capillaren zerfallen. Bei den eng benachbarten Zähnen stehen die Pulpahöhlen unter einander in Verbindung durch Canäle in der trennenden Cementwand.

c) Befestigung des Zahnes.

Die Zähne sind befestigt: 1. an den Knochen, 2. unter einander, 3. mit der Schleimhaut.

Die Verbindung der Zähne mit den Knochen ist bei dem Frosche eine feste.

Am Intermaxillare und Maxillare sitzen sie der inneren Fläche des *Processus dentalis* an. Diese Innenfläche steht nicht vertical, sondern fällt schräg nach der scharfen Kante des *Processus dentalis* hin ab, so dass der ganze Fortsatz auf dem Querschnitt keilförmig erscheint (Fig. 15). Der schrägen Neigung der Befestigungsfläche entsprechend ist auch die Basis des Sockels an den Kieferzähnen schräg abgestutzt, derart, dass die innere, der Mundhöhle zugekehrte Wand des Sockels erheblich länger ist, als die äussere. Während die kürzere äussere Wand des Sockels unmittelbar von der scharfen Kante des *Processus dentalis* oder nur wenig einwärts davon beginnt, steigt die bedeutend längere Innenwand fast bis zur Basis des *Processus dentalis* herab. Die Zahnsockel sind, wie schon bemerkt, vielfach auch unter einander verwachsen. In diesem Falle werden die Pulpahöhlen benachbarter Sockel an der Basis nur durch ein-

fache Cementlamellen von einander geschieden und hängen durch einzelne durchbrechende Canäle unter einander zusammen. Der unterste Theil des Sockels (bei normaler Haltung des Thieres) ragt stets allseitig frei über die Kante des *Processus dentalis* hervor.

Auch die Vomerzähne sitzen der Hinterfläche eines niedrigen *Processus dentalis* mit schräg abgestutzten Sockeln auf und sind, da sie sehr dicht neben einander stehen, mit ihren Seitenwänden unter einander verschmolzen.

Die Grenze zwischen Knochen und Zahnsockel ist auch am festgewachsenen Zahn auf Schnitten gut nachweisbar in Form einer Linie, die von der Kante des *Processus dentalis* bis zu seiner Basis verläuft (Fig. 15). Durch diese Linie wird noch vom *Processus dentalis* eine dünne Lamelle mit abgetrennt, die zum Zahn gerechnet werden muss und die Basis der Pulpahöhle bildet. Diese Nahtlinie entspricht genau der Verwachsungsgrenze von Knochen und Zahn; eine oder mehrere parallel zu ihr durch den *Processus dentalis* verlaufende Linien deutet O. Hertwig als Nahtlinien ausgefallener Zähne. Die erwähnten Nahtlinien finden sich auch an den Vomerzähnen (s. den Abschnitt über Resorption der Zähne).

Schliesslich sind die Zähne auch noch besonders in der Schleimhaut befestigt, aus der sie ja nur mit der Spitze herausragen. Die Befestigung wird hergestellt durch eine Epithelscheide, die den in der Mundschleimhaut steckenden Abschnitt des Zahnes zum grossen Theile umgiebt. An der der Tiefe der Mundhöhle zugekehrten Fläche des Zahnes reicht sie am weitesten gegen die Basis herab und bedeckt den grössten Theil der Sockeloberfläche. Zwischen je zwei Zähnen erstreckt sie sich bis zur Verwachsungsstelle, und an der dem *Processus dentalis* zugekehrten Seite bis zu der Kante desselben. An der Mundhöhlenseite des Zahnes wird sie direct vom Mundepithel selbst gebildet, an den anderen Seiten stellt sie eine selbständige, der Zahnoberfläche angeschmiegte Verlängerung desselben dar (Fig. 15).

3. Ersatzzähne, Zahnleiste, Zahnwechsel.

3. Ersatzzähne, Zahnleiste, Zahnwechsel.

Der Ersatz der Zähne ist beim Frosch ein vielfacher (Polyphyodontie). Man trifft bei nicht ganz alten Thieren zu allen Zeiten medial von der functionirenden, mit dem Kiefer verwachsenen Reihe die Ersatzzähne in einer zweiten und selbst dritten Reihe, liegen. Sie befinden sich in verschiedenen Graden der Ausbildung und sind

tief in der Schleimhaut vergraben, aber nur lose in derselben befestigt, so dass sie durch Maceration leicht entfernt werden können. Die der zweiten Reihe findet man meist unmittelbar an der grossen Oeffnung in der Innenwand des Sockels eines functionirenden Zahnes. — In bestimmten Zeitabschnitten wird sowohl der Sockel, wie die Krone des jeweils thätigen Zahnes zerstört, er fällt aus, und ein Zahn der zweiten Reihe tritt an seine Stelle. Der Grund für diese Vorgänge ist in der — im Vergleich zu höheren Vertebraten — noch geringen Leistungsfähigkeit des einzelnen Zahnindividuums zu sehen: die rasche Abnutzung, der dieses unterliegt, macht einen häufigen Ersatz durch neue Elemente nothwendig. Wie oft ein solcher Wechsel eintritt und ob derselbe etwa zu bestimmten Zeitpunkten ganz besonders lebhaft ist, darüber fehlen exacte Beobachtungen.

Dem Gesagten zu Folge sind die zu betrachtenden Vorgänge: die Bildung der Ersatzzähne, sowie die Zerstörung und Loslösung der alten Zähne.

Der Gedanke, dass auch der Zahnersatz eine gewisse Periodicität erkennen lassen könnte, ist wohl nicht so fernliegend, Angesichts der mannigfachen Periodicitäten, die die Lebensprocesse beim Frosche beherrschen. Ein Anhalt über die Häufigkeit des Zahnwechsels würde sich vielleicht gewinnen lassen durch genaue Berücksichtigung der Nahtlinien des *Processus dentalis* (s. oben). Dass der Zahnwechsel nicht unbegrenzt ist, sondern im Alter sistirt, ist von W. Smith hervorgehoben worden (s. a. S. 29).

Der Umstand, dass innen von der functionirenden Zahnreihe noch eine zweite und selbst eine dritte Reihe sich finden, die nach Aufhellung der Schleimhaut mit Kalilauge sichtbar werden, war Veranlassung, dass Leydig von einer mehrreihigen Anordnung der Zähne auch bei den Fröschen sprach. O. Hertwig wies demgegenüber darauf hin, dass die Zähne der zweiten und dritten Reihe noch nicht voll entwickelt, mit dem Knochen nicht verwachsen und tief in der Schleimhaut vergraben sind, somit auch noch nicht functioniren. Von einer mehrreihigen Anordnung der Zähne kann aber nur da gesprochen werden, wo wirklich die Elemente aller Reihen aus functionirenden Zähnen bestehen, wie z. B. auf vielen Knochen der Mundhöhle bei Knochenfischen.

a) Entwickelung der Ersatzzähne.

Die Entwickelung der Ersatzzähne ist geknüpft an das Vorhandensein der Zahnleiste, von der auch die erste Zahngeneration embryonal ihre Entstehung nahm, und die während des ganzen Lebens als Ersatzleiste functionirt. Die Kieferzahnleiste stellt eine epitheliale Leiste dar, die längs des ganzen Kieferrandes medial von der functionirenden Zahnreihe (am Intermaxillare hinter derselben) und parallel mit ihr, vom Epithel des *Sulcus marginalis* aus in die Tiefe der Schleimhaut hineinragt. Sie hängt mit dem geschichteten Platten-

epithel des *Sulcus marginalis* continuirlich zusammen, und zwar findet sich ihre Abgangsstelle vom Epithel nahe der Basis des Zahnes, der ja bis an seine Basis vom Mundhöhlenepithel direct bekleidet wird (s. S. 34 und Fig. 15). Am Vomer findet sich die Ersatzleiste hinter der Zahnreihe.

Die Epithelleiste ist niedrig und besteht im Querschnitt aus mehreren Zellschichten, von denen die an das Bindegewebe der Schleimhaut unmittelbar angrenzende Lage aus prismatischen, die mittleren aus polygonalen Elementen gebildet werden. An dieser Zahnleiste nun, und zwar an ihrer Aussenseite, finden sich die Zahnanlagen. Die jeweils jüngsten Anlagen liegen an der Kante der Leiste, die älteren weiter aussen, zwischen der Leistenkante und der functionirenden Reihe.

Die Bildung eines neuen Zahnes beginnt mit der Entstehung der aus mesodermalen Zellen zusammengesetzten Zahnpapille, die von einer durch locale Wucherung der Epithelleiste entstandenen Epithelkappe bedeckt wird. Neueren, an verschiedenen Wirbelthieren gewonnenen Erfahrungen zu Folge, ist bei der Entstehung jener Bildung nicht das Mesoderm, sondern das Epithel das active Element: das Epithel der Zahnleiste wuchert und bildet die Epithelkappe, die einen Zapfen des *Stratum proprium* der Schleimhaut umwächst und diesen zur Papille gestaltet. Auch fernerhin findet, dieser Anschauung zu Folge, die Vergrösserung der Papille wesentlich durch weiteres Vordringen des freien Randes des Epithelmantels in das Bindegewebe statt, wodurch, wie durch ein Locheisen, weiteres Material aus dem mesodermalen Gewebe gewissermaassen herausgebohrt und der Papille hinzugefügt wird. Die Epithelkappe wächst somit zu einer Epithelscheide (O. Hertwig) aus, der vor Allem eine wichtige formative Bedeutung für die Bildung des Zahnes zukommt. Ausserdem werden aber der Schmelz und die Zahncuticula von dem epithelialen Ueberzug der Papille gebildet, während die zellige Papille selbst durch ihre oberflächlichste Lage, die Odontoblastenschicht, das Dentin erzeugt, und somit als Dentinkeim bezeichnet werden kann.

Von den Hartsubstanzen treten zuerst, und zwar ziemlich gleichzeitig, Dentin und Schmelz auf, und durch ihre Ablagerung wird die Zahnkrone gebildet. Erst wenn diese nahezu vollendet ist, bildet sich der Zahnsockel.

Schon vor dem Auftreten der ersten Hartsubstanzen ist eine Basalmembran erkennbar, die, zwischen den Zellen der Epithelkappe und der Oberfläche der

Papille gelagert, beide von einander trennt. Die Zelllage der Epithelkappe, die der Basalmembran unmittelbar anliegt, gewinnt im Bereiche des späteren Spitzentheiles des Zahnes durch Grössenzunahme ein besonderes Aussehen und erweist sich weiterhin als Schmelzmembran, d. h. als die Erzeugungsstätte des Schmelzes. Der Schmelz ist aufzufassen als ein Secretionsproduct der Schmelzzellen, d. h. der Elemente der Schmelzmembran, das durch und unter die Basalmembran (resp. über dieselbe, wenn man von der normalen Lage der Oberkieferzähne ausgeht) abgesondert wird. Die Basalmembran wird zur Zahncuticula.

Das Dentin erscheint als Absonderungsproduct der Odontoblasten zuerst in Form eines dünnen, basalwärts mit einem schneidenden Rande versehenen Scherbchens, das der Papille aufliegt.

Wie aus dem Bau des erwachsenen Zahnes hervorgeht, ist die Ablagerung von Schmelz auf den Spitzentheil der Krone beschränkt, und so findet auch nur in diesem Gebiete die Umwandlung der Zellen der Epithelkappe zu Schmelzzellen statt. Die Epithelscheide dringt zwar noch erheblich weiter in die Tiefe vor, ihre Elemente bleiben aber niedrig, kubisch. Durch den tiefen Theil der Epithelscheide wird das Gebiet des späteren Sockels, wenigstens eines Theiles desselben, gegen die Umgebung abgegrenzt. Die oberflächlichsten, der Epithelscheide anliegenden Zellen der Papille gestalten sich hier zu Spindelzellen um und bilden eine epithelial angeordnete Schicht, die gegen die Krone hin in die Odontoblastenschicht übergeht. Von dieser oberflächlichen Zellschicht geht die Ausscheidung des Cementes aus, das zuerst in Form einer dünnen Lage homogener Grundsubstanz an der Innenseite der Epithelscheide auftritt. Die Verkalkung dieser Sockelsubstanz beginnt später als die Dentinverkalkung und unabhängig von dieser; bei ihrer weiteren Ausdehnung bleibt zunächst der obere Theil des Sockels unverändert und bildet die ringförmige Zone unverkalkten Gewebes, die an getrockneten Zähnen die bereits beschriebene Ringfurche bedingt, und die zwar mit zunehmendem Alter des Zahnes immer schmäler wird, aber nur an einigen Zähnen völlig verschwindet. In welcher Weise Zellen in die Grundsubstanz des Cementes eingeschlossen werden, ist noch nicht erforscht.

Mit der Ausbildung der Zahnanlage geht eine Lageveränderung derselben Hand in Hand; sie rückt immer mehr nach aussen, die Epithelscheide verliert den Zusammenhang mit der Zahnleiste und gewinnt dafür den mit dem Mundhöhlenepithel selbst. Ist dann durch Resorption des alten Zahnes eine Lücke in der Zahnreihe entstanden, so rückt der neu gebildete in diese ein, sein Sockel verknöchert und verwächst mit dem Knochen des Kiefers, sowie mit den Sockeln der benachbarten Zähne. Die näheren Vorgänge hierbei sind noch nicht untersucht.

b) Resorption der Zähne.

Der Zerstörungsprocess äussert sich an den zu Grunde gehenden Zähnen durch Defectwerden der Zahnwandung; grössere und kleinere Löcher treten in derselben auf. Hiervon kann bald die Innen-, bald die Aussenwand zuerst betroffen werden. Bedingt sind diese Defecte,

in ähnlicher Weise wie die Resorption von Knochengewebe, durch die Thätigkeit vielkerniger Zellen, Ostoklasten. Die gleichen Factoren bedingen die völlige Loslösung des Zahnes von seinem Knochen. Dabei wird aber die Sockelsubstanz nicht vollständig resorbirt, sondern eine dünne Lamelle derselben bleibt mit dem *Processus dentalis* verbunden und trägt zur Vergrösserung desselben bei. Auf diese Weise kommen die schon oben erwähnten Nahtlinien des *Processus dentalis* zu Stande; der *Processus dentalis* selbst aber erscheint so „als eine durch die reihenförmige Anordnung der Zähne bedingte und an sie angepasste Veränderung der Knochenoberfläche“ (O. Hertwig).

4. Entstehung der primären Zahngeneration.

4. Entstehung der primären Zahngeneration.

Auch die Zähne der ersten Generation entwickeln sich an der Zahnleiste, die somit das zuerst auftretende, zur Zahnbildung in Beziehung stehende Organ ist. Die Zähne bilden sich relativ spät, erst gegen Ende der Metamorphose, da während des Larvenlebens ein provisorischer, aus Hornzähnen bestehender Kauapparat ihre Function erfüllt. Beim Auftreten der Zahnleisten sind das Intermaxillare, das Maxillare und der Vomer schon gebildet; die Kieferzahnleiste entsteht innen vom Intermaxillare und Maxillare, die Vomerleiste, unabhängig von jener, hinter dem Knochen. Die Vorgänge bei der ersten Zahnentwickelung sind principiell die gleichen, wie sie oben für die Entwickelung der Ersatzzähne geschildert wurden: es entsteht also zuerst die mesodermale zellige Papille, die von einer Epithelkappe bedeckt wird. Die Papille liefert das Dentin, die Epithelkappe den Schmelz und die Zahncuticula. Ausserdem bildet sie aber die Epithelscheide des Zahnes. Das hervorhebenswertheste Moment in der Entwickelung der ersten Zahngeneration ist die Lageveränderung, die der sich entwickelnde Zahn durchmacht. Auch er beginnt seine Entstehung an der freien Kante der Zahnleiste; erst im Laufe der weiteren Entwickelung rückt er gegen den Knochen hin und verschmilzt mit ihm. Dadurch entfernt er sich auch von der Zahnleiste und gewinnt Beziehungen zu dem Mundepithel selbst, das dann in der schon geschilderten Weise den medialen Abschnitt der Epithelscheide bildet, der anfangs durch die Zahnleiste direct gebildet wurde. Die Zahnleiste bleibt als Ersatzleiste bestehen.

Die Zunge.

Die Zunge.

a) Allgemeine Betrachtung. Functionen. Bau.

a) Allgemeine Betrachtung. Functionen. Bau.

Die Zunge des Frosches ist ein ausserordentlich bewegliches, dabei mit einer weichen und durch das Secret der reichlich vorhandenen Drüsen stets feuchten und klebrigen Schleimhaut bekleidetes Organ, durch beide Factoren befähigt, als ein sehr prompt und sicher functionirender Fangapparat zu dienen. Durch diese Bedeutung erhebt sie sich zu einem für das Leben des Thieres ausserordentlich werthvollen Organe. Die specielle Bedeutung ihrer in grosser Anzahl ausgebildeten Sinnesorgane ist mit Sicherheit wohl noch nicht anzugeben.

Im Ruhezustande liegt sie als ein langer, breiter und platter weicher Körper auf dem Boden der Mundhöhle, an dem sie dicht hinter der *Symphysis mandibulae* mit ihrer Ventralfläche befestigt ist. Ihre Gestalt ist je nach dem Contractionszustande der Muskeln manchem Wechsel unterworfen. Bei erschlaffter Musculatur ist sie im Ganzen länglich viereckig gestaltet, mit zwei hinteren Zipfeln, zu denen sich die hinteren seitlichen Ecken verlängern. Der vordere concave Rand ist schmal; die langen Seitenränder sind bis zum Anfang der Zipfel nach aussen convex gekrümmt, während sie beim Uebergang auf die Zipfel medialwärts zurückweichen. Der Hinterrand ist in Folge der Prominenz der beiden hinteren Zipfel stark nach hinten concav gekrümmt. Die Oberfläche des Zungenrückens bietet in transversaler Richtung eine leichte convexe Krümmung (s. Fig. 8 auf S. 16).

So gestaltet, bedeckt die Zunge den grössten Theil des Mundhöhlenbodens bis zum vorderen Umfang der *Prominentia laryngea*; ihre beiden lateralen Endzipfel umgreifen die genannte Prominenz seitlich. Jederseits von der Zunge bleibt nur ein schmaler Streifen des Mundhöhlenbodens unbedeckt. Ihr vorderer Rand liegt dicht hinter dem *Tuberculum praelinguale*. Das Anheftungsfeld der Zungenunterfläche besitzt die Form einer Flasche, deren Hals nach rückwärts gestellt ist. Das Feld liegt zwar in der vorderen Hälfte der Zungenunterfläche, doch bleibt vor ihm ein schmaler, zugeschärfter, vorderer Rand frei, der eine nach vorn concave Begrenzungslinie besitzt. Im Anschluss an diesen vorderen Rand setzt sich ein schmaler, zugeschärfter, schon makroskopisch erkennbarer Randsaum um die ganze Zunge herum fort. Seitwärts von der Anheftungsstelle bleibt ein beträchtlicher Abschnitt der Zunge frei; ganz besonders ausgedehnt ist aber vor Allem die hintere Zungenhälfte, d. h. die ganze Partie hinter der Anheftungsstelle. Diese hintere Partie der Zunge ist sonach die frei bewegliche; sie kann um die vorn gelegene Anheftungsstelle herum aus dem Maule herausgeklappt werden.

Eine kräftig entwickelte Eigenmusculatur, unterstützt durch die Muskeln des Zungenbeinknorpels, vermittelt die geschilderte Bewegung, gestattet aber ausserdem noch eine beträchtliche Formveränderung des weichen Organes selber. So gestaltet sich die Zunge zu einem wichtigen Fangapparat, einer Insectenklappe, die die Fähigkeit besitzt, sich dem getroffenen Thiere allseitig anzuschmiegen, es einzuhüllen, und so in das Maul sicher zurückzuziehen. Die reichliche Entwickelung von Schleim secernirenden Drüsen erhält die Ober-

fläche der Zunge feucht und klebrig, und kommt so einerseits jenem Fangmechanismus zu Gute und erleichtert andererseits die Weiterbeförderung des aufgenommenen Bissens nach dem Oesophaguseingang hin, bei der die Zungenbewegung ebenfalls eine wichtige Rolle spielt. Die Vorstellung, dass für den letzteren Act auch die Sinnesorgane der Zunge vorhanden sind, denen somit eine fein localisirte Tastempfindung zuzuschreiben wäre, hat Viel für sich, und damit würde die ältere und verbreitetere Anschauung, dass in jenen Organen Geschmacksorgane zu sehen seien, hinfällig werden.

Bau der Zunge. Ihrem inneren Bau nach ist die Zunge ein Schleimhautwulst, der stark muscularisirt ist, und auf dessen Oberfläche das Epithel sich zur Bildung sehr zahlreicher Drüsenschläuche einsenkt, während umgekehrt zwischen den Drüsenmündungen sich eine grosse Anzahl von Schleimhauterhebungen, Papillen, zum Theil mit specifisch differenzirtem Epithel, finden. Die Grundlage der Zunge ist somit ein bindegewebiges Stratum, das einerseits von Muskelfasern, andererseits von den Drüsenschläuchen durchsetzt ist, und das sich schliesslich auch in die Papillen als deren bindegewebiger Grundstock fortsetzt. Da die Muskelfasern mit zahlreichen Verästelungen bis nahe unter das Epithel, und auch in die Papillen hinein vordringen, so ist wenigstens auf der Oberfläche der Zunge — und das Gleiche gilt auch von einem Theile der Unterfläche — eine Grenze zwischen dem inneren, interstitiellen Bindegewebe des Zungenkörpers und dem Schleimhautüberzug gar nicht vorhanden. Die je nach der Localität allerdings etwas verschieden ausgebildeten Bindegewebspartieen gehen in einander über. Nur in einem mittleren Bezirk der Zungenunterfläche liegen die Dinge dadurch anders, dass an Stelle eines Theiles des interstitiellen Gewebes sich ein Lymphraum, der *Sinus basihyoideus*, ausgebildet hat, der als „submucöser“ Sinus einen Theil der Schleimhaut von der Grundlage abgehoben hat.

Die Zunge des Frosches ist ein sehr vielfach studirtes Object. Die Durchsichtigkeit und Dehnbarkeit ihres Grundgewebes gestattet es, sie zu einer dünnen, durchsichtigen Membran auszuspannen, die die Untersuchung verschiedener in ihr enthaltener Gewebe im lebenden Zustande gestattet. Der Erste, der sie zu diesem Zwecke benutzte, oder doch wenigstens als brauchbares Object hierfür in Aufnahme brachte, war Waller (1839; vergl. die Darstellung im Philosophical magazine für 1846). Der Verlauf der Gefässe, der Blutkreislauf in ihnen, das Verhalten der Nerven und Muskeln, auch die Thätigkeit der lebenden Drüsen (Biedermann) sind so an ihr studirt worden. Besonders reichhaltig ist daneben die Literatur, die sich über die auf den *Papillae fungiformes* befindlichen Sinnesorgane gebildet hat. Trotz so vieler auf ein Object gerichteten Bestre-

bungen blieben manche Dinge noch unvollständig erkannt; so bestehen noch Controversen über das Epithel der Papillen, denen Holl den Wimperbesatz abspricht, während derselbe von anderen Untersuchern wenigstens auf einigen der Zellen gesehen wurde. Unklar war auch bisher der Bewegungsmechanismus des Organes; durch genauere Verfolgung des *M. genioglossus* glaube ich diese Lücke wenigstens in der Hauptsache ausgefüllt zu haben.

b) Die Schleimhaut der Zunge.

b) Die Schleimhaut der Zunge.

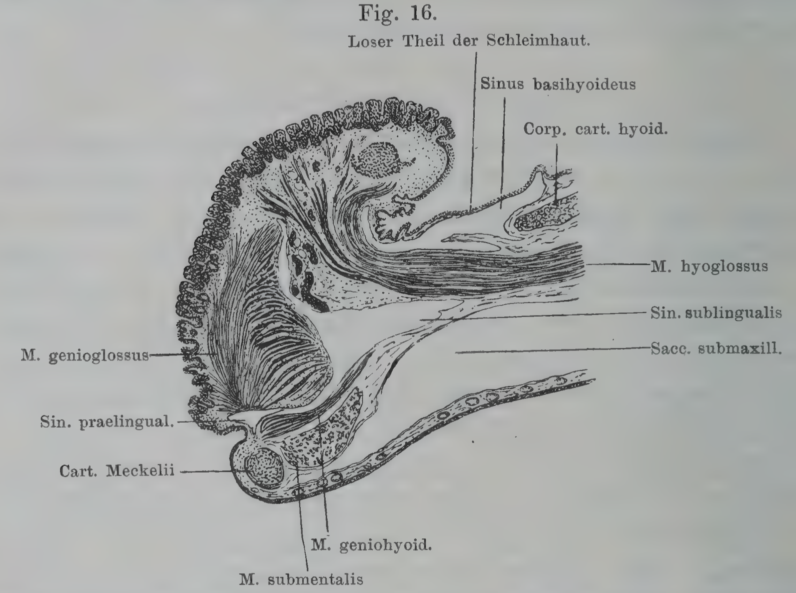
Dem im vorigen Abschnitt Gesagten zu Folge ist unter der „Schleimhaut der Zunge“ sowohl der ganze bindegewebige Grundstock, wie die subepitheliale Bindegewebslage mit ihren besonderen Bildungen und schliesslich der Epithelüberzug nebst seinen Derivaten zu verstehen.

Der Uebergang der Mundhöhlenschleimhaut in die Zungenschleimhaut erfolgt im vorderen Abschnitt des Mundhöhlenbodens, entsprechend dem Anheftungsgebiet der Zunge. Vorn tritt die Schleimhaut vom *Tuberculum praelinguale* aus über den schmalen Vorderrand der Zunge auf den Rücken des Zungenkörpers, hier straff an der Unterlage befestigt. Auf der Unterfläche der Zunge sind zwei Gebiete durch das Verhalten der Schleimhaut schon makroskopisch leicht unterscheidbar. In der hinteren und seitlichen Umgebung des eigentlichen Zungenanheftungsgebietes ist die Schleimhaut dünn und liegt ganz lose der Musculatur (*M. hyoglossus*) an, von dieser durch den grossen *Sinus basihyoideus* getrennt. Dagegen ist in einiger Entfernung seitlich und rückwärts von der Anheftungsstelle die Schleimhaut fest mit der Musculatur verbunden. Die dünne und lose Partie der Schleimhaut reicht, entsprechend der Ausdehnung des *Sinus basihyoideus*, am Mundhöhlenboden noch eine Strecke weit nach hinten und seitwärts von der Zungenanheftungsstelle (s. Theil II, Fig. 141).

Abgesehen von diesem beschränkten Gebiete kann von einem *Stratum submucosum* der Zungenschleimhaut nicht die Rede sein; der bindegewebige Grundstock der Zunge ist ein einheitlicher, seine centralen Massen gehen unmittelbar in die peripheren über. Doch wird durch die Anordnung der Muskeln allerdings ein gewisser Unterschied zwischen den tiefen centralen Massen und der oberflächlichen Schicht geschaffen, der zunächst darin beruht, dass in dem centralen Grundstock die groben Muskelbündel in bestimmten Richtungen neben einander verlaufen, während in den peripheren Lagen dünnere musculöse Elemente, sich vielfach durchkreuzend, ein dichtes musculöses Stratum bilden. Ausserdem aber ist die oberflächliche Schleimhautlage an den verschiedenen Abschnitten der Zunge noch durch Besonderheiten

ausgezeichnet, die sowohl das bindegewebig-musculöse Stratum, wie das Epithel betreffen und auch den einzelnen Regionen ein charakteristisches Aussehen verleihen.

Fig. 16.



Sagittalschnitt, nahe der Mittellinie, durch die Zunge einer Rana fusca, kurz nach der Metamorphose (Ganze Länge des Thieres: 14 mm.) Vergrössert 18 Mal.

Was zunächst die Grundlage der Zunge anlangt, so sind nach dem Verhältniss der beiden hauptsächlich in Betracht kommenden Elemente, des Bindegewebes und der Musculatur, zwei Abschnitte des Organes, ein vorderer und ein hinterer, zu unterscheiden. Der vordere, der den vorderen Theil der angewachsenen Partie umfasst, ist relativ fest, an seinem Aufbau hat der dicke *M. genioglossus* den Hauptantheil, und das zwischen den Fasern des Muskels befindliche Bindegewebe tritt dagegen zurück, wenn es auch immer noch recht reichlich entwickelt ist. In den lateral von dem dicken Muskelkörper gelegenen Zungengebieten gewinnt das Bindegewebe etwas grössere Bedeutung.

In der hinteren Zungenhälfte, die den ganzen freien Abschnitt der Zunge und noch den hinteren Theil der angehefteten Partie (das Einstrahlungsgebiet des *M. hyoglossus*) umfasst, besitzt der bindegewebige Grundstock die grösste Mächtigkeit, und die Muskelfasern treten mehr zurück. Um den Gegensatz zwischen beiden Hälften, der naturgemäss auch ein functioneller sein muss, noch zu verschärfen, findet sich auf der Grenze zwischen beiden Gebieten ein grosser Lymphraum, der *Sinus sublingualis* (Fig. 16).

Das Bindegewebsgerüst, das die hintere Hälfte der Zunge zu einem grossen Theil ihrer Masse bildet, formirt hier ein Fachwerk, in dem die Muskelbündel eingeschlossen sind, das aber ausserdem noch von einem ausgedehnten System von Lymphräumen durchsetzt wird. Die dicken Hüllen, die das Gewebe um die Muskelbündel und auch um einzelne Fasern herum bildet, erschwert die Isolirung und präparatorische Verfolgung der letzteren ausserordentlich. Das Bindegewebsgerüst ist durchscheinend; es ist ferner ausgezeichnet durch seine Weichheit

und Dehnbarkeit, Eigenschaften, auf denen die bedeutende Verlängerungsfähigkeit der herausgeschlagenen Zunge, wie auch die vielen Formveränderungen des Organes, seine Fähigkeit, sich an verschieden gestaltete Objecte anzuschmiegen, beruhen. Dass ihm zugleich eine grosse Festigkeit und Zähigkeit zukommen, lehrt die Präparation ohne Weiteres. In verdünnter Salzsäure quillt es auf und wird ganz durchsichtig; durch Kochen der Zunge wird es gelöst und gestattet dann leicht die Verfolgung der Muskelbündel. Das mikroskopische Bild zeigt ein feinfaseriges, verhältnissmässig zahlreiche spindelförmige Bindegewebszellen einschliessendes Gewebe, dem auch elastische Elemente beigemengt sind. Je nach dem Contractionszustande der Muskeln und nach der Einwirkung der Fixationsmittel wird sich auf Schnittbildern das Massenverhältniss des Gerüstes und der Muskeln zu einander verschieden gestalten; Prinz Ludwig Ferdinand, der die mächtige Entwickelung des Bindegewebsgerüstes in der Froschzunge besonders hervorgehoben hat, giebt an, dass er auf vielen Querschnitten das Gerüst massiger entwickelt fand, als die Muskeln. Entsprechendes zeigen die Abbildungen in dem Werke des genannten Autors, in denen allerdings die Lymphräume nicht besonders dargestellt sind. Prinz Ludwig Ferdinand ist auch der Ansicht, dass die Muskelbündel innerhalb ihrer durch das Gerüst formirten Scheiden von Lymphspalten umgeben, vielleicht auch noch durch besondere Fäden mit den Wänden derselben verbunden seien.

Bei jungen Thieren prävalirt das Gerüstwerk gegenüber dem Muskelgewebe noch bedeutender, so dass hier die Muskelbündel auf Querschnitten leichter verfolgt werden können (Fig. 16).

In dem Verhalten der oberflächlichen Schleimhautpartieen bieten, wie schon bemerkt, die einzelnen Abschnitte der Zunge Verschiedenheiten dar.

An der Ventralfläche der Zunge wird die dünne Membran, die den *Sinus basihyoideus* abschliesst, in ihrer Grundlage gebildet von festem Bindegewebe, dem dünne Muskelfasern, hauptsächlich mit querem Verlaufe, eingelagert sind. Die Schleimhaut ist glatt, Papillen und Drüsen fehlen. Das Epithel ist einschichtig, niedrig cylindrisch, mit niedrigen Wimpern besetzt (J. Arnold).

In der Umgebung des *Sinus basihyoideus* ist auch an der Unterfläche der Zunge die Schleimhaut sehr fest mit der Unterlage verbunden. Das bindegewebige Grundstratum ist die directe Fortsetzung des Innengewebes der Zunge, nur wird es in den oberflächlichen Schichten von zahlreicheren Muskelfasern und deren Ausläufern durchzogen. Die Verlaufsrichtung der Fasern ist hier wesentlich die transversale. Durch die Einlagerung der zahlreichen dünnkalibrigen Muskelelemente wird das bindegewebige Grundstratum sehr reducirt. Die Schleimhaut besitzt keine Papillen und keine Drüsen, dagegen finden sich Einsenkungen der Oberfläche (Krypten, Holl), die wohl als Faltungen aufzufassen sind. Das Epithel, das sich auch in diese Einsenkungen hinein fortsetzt, ist einschichtig (J. Arnold); die meisten Zellen sind mit hohen Wimpern besetzt. Zwischen den Wimperzellen unterscheidet Holl noch massenhaft Becherzellen und, an Zahl geringer, Körnerzellen. Letztere sind wohl für Vorstufen der Becherzellen zu halten, entsprechend der von Biedermann für die Papillen- und Drüsenzellen vertretenen Auffassung.

Der Randsaum der Zunge besteht in seiner Grundlage ebenfalls aus faserigem Bindegewebe, in das feinkalibrige Muskelfasern vordringen. Seine Unterfläche verhält sich, wie soeben beschrieben; und ebenso bildet auch die Dorsalfläche des Randsaumes ein Gebiet, dessen Schleimhautcharakter von dem der ganzen übrigen grossen Dorsalfläche verschieden ist. Schon bei makroskopischer

Betrachtung zeigt sich dieser Gegensatz, indem die Oberfläche des Randsaumes glatt aussieht. Papillen und Drüsen fehlen auch hier. Das Epithel besteht aus Flimmerzellen, untermischt mit Becherzellen. J. Arnold spricht auch dieses Epithel, wie das der ganzen Oberfläche, für einschichtig an, während Holl unter den Flimmer- und Becherzellen noch massenhaft Zellen unbestimmter Form annimmt. Einsenkungen der Schleimhaut (Krypten) sind auch an der Dorsalfläche des Randsaumes vorhanden; sie sind kürzer als die nachher zu beschreibenden Zungendrüsen.

Die Schleimhaut der ganzen übrigen Dorsalfläche der Zunge schliesslich ist die mit den charakteristischsten Besonderheiten ausgestattete Partie. Sie ist ausgezeichnet durch ihren Reichthum an Drüsen und Papillen. Unter den Drüsen liegt allenthalben eine dicke Schicht dünnerer musculöser Elemente, durch die das bindegewebige Stratum sehr stark reducirt wird. Zwischen den dichtgedrängt stehenden Drüsen und in den Papillen bleibt naturgemäss erst recht nur wenig Raum für das Bindegewebe übrig, zumal dasselbe bis in die Papillen hinein von Muskelverästelungen durchsetzt wird. Papillen und Drüsen erfordern besondere Betrachtung.

Papillen der Zungenschleimhaut.

Papillen der Zungenschleimhaut.

Die Papillen der Schleimhaut machen sich schon makroskopisch bemerkbar und erscheinen in zwei Formen: als schmale *Papillae filiformes* und breite *Papillae fungiformes*, von denen die letzteren die Träger der Sinnesorgane sind. Die *Papillae filiformes*, die in der Mehrzahl vorhanden sind, verleihen der Zunge ein für die makroskopische Betrachtung weichsammetnes Aussehen, wenn auch wegen der Kleinheit und geringen Höhe der Papillen diese selbst nicht erkennbar sind. Dagegen machen sich schon an der frischen und noch besser an der gehärteten Zunge die *Papillae fungiformes* bemerkbar, als grössere, mehr verstreut stehende, rundliche Erhabenheiten, die an der frischen Zunge oft durch röthliche Färbung auffallen, und an der gehärteten Zunge gewöhnlich sehr deutlich prominiren. Fixsen zählte bei einer mittelgrossen *Rana fusca* 238 *Papillae fungiformes*; die Zahl der *Papillae filiformes* ist viel grösser, bei *Rana temporaria*, nach Biedermann, noch viel reichlicher als bei *Rana esculenta*.

1. *Papillae filiformes* (schmale Papillen).

Die bindegewebige Grundlage der *Papillae filiformes* besteht aus einem feinfaserigen Gewebe. Im centralen Theile der Papille ist das Bindegewebe dichter und stellt einen sie stützenden Balken dar, der nach allen Seiten zarte Bindegewebsmassen entsendet. Grosser Kernreichthum zeichnet das Bindegewebe aus. Die Muskeln, die in die Papille eintreten, werden gegen die Spitze derselben zu immer feiner, sich in feinste Pinsel auflösend (Holl).

Ueber die Natur des Epithels der *Papillae filiformes* gehen die Angaben der Autoren auffallend aus einander.

Holl schildert Folgendes. Das Epithel aller Papillen ist flimmerlos, ja an der ganzen oberen Fläche der Zunge, mit Ausnahme des Randsaumes, existirt kein Flimmerepithel. Zwei Schichten von Zellen sind zu unterscheiden, eine oberflächliche und eine tiefe. Die oberflächlichen Zellen besitzen an den verschiedenen Abschnitten der Papille etwas verschiedene Gestalt. In der Nähe der Spitze und an der Seite der Spitze selbst besitzen die Zellen, die sich schuppenartig decken, annähernd conische Grundform; das breite Ende ist peripherwärts, das verjüngte centralwärts gerichtet. Letzteres entsendet einen oder mehrere protoplasmatische feine Fäden, die sich im bindegewebigen Grundlager der Papille verlieren (Billroth's gestielte Epithelialzellen). Der Protoplasmaleib erscheint grau, dunkel, granulirt; der runde oder ovale Kern, der manchmal gegen das Protoplasma schwer abzugrenzen ist, ist relativ gross und liegt im basalen Theil der Zelle. An der Spitze der Papille verlieren die Zellen meist die conische Form und werden viereckig, mit undeutlichen Fortsätzen. Der Inhalt ist oft ganz trübe, der Kern schwer, oft gar nicht mehr zu erkennen — es sind dem Verfalle anheimgegebene Zellen, die sich vom Mutterboden loslösen. Je näher dem Drüseneingange, um so mehr geht die conische Form in eine breit cylindrische über; im Einzelnen schwanken aber die Formen etwas. Manche Zellen des Seitenrandes machen, da ein scharfer Grenzsaum fehlt, den Eindruck, als würde dem trüben undeutlichen Protoplasma Gelegenheit gegeben, auszuströmen. Ausgesprochene Becherzellen sind aber nicht vorhanden. Unter den oberflächlichen Epithelzellen ist, besonders an der Spitze, ein Stratum an Zahl wechselnder Zellen erkennbar, welche dicht an das bindegewebige Grundlager der Papille heranreichen, zum Theil selbst in diesem liegen; Holl glaubt sie als Keimschicht auffassen zu können.

Von dieser Schilderung weichen andere Autoren in verschiedenen Punkten ab. Eine Schichtung des Epithels wird von mehreren Seiten angenommen (Billroth, Klein, von Fixsen wenigstens für die grösseren Papillen), während andere Auffassungen für die Einschichtigkeit eintreten. Letzteres geschieht namentlich durch Hoyer und J. Arnold. Nach Arnold ist die Schichtung nur vorgetäuscht, dadurch, dass die centralen Enden der Zellen sich gegen die Schleimhaut hin in je einen mehr oder minder langen Fortsatz ausziehen, und diese Fortsätze unter der Basis der nächst tiefer gelegenen Zelle herabziehen. Ein zweiter Controverspunkt ist das Vorhandensein oder Fehlen von Flimmern auf den Zellen der Papillen. Holl bestreitet die Existenz von Flimmern auf der Dorsalfläche der Zunge, abgesehen von dem Randsaum, durchaus, während fast alle anderen Autoren auch auf den *Papillae filiformes* Flimmerzellen angetroffen haben. Um nur einige der neueren Autoren zu erwähnen, so zeichnet J. Arnold eine *Papilla filiformis*, deren conische Epithelzellen sehr hohe Wimpern tragen, und dementsprechend lautet auch seine Schilderung; auch Biedermann giebt an, dass die Zellen der schmalen Papillen „zum grossen Theil" flimmern. Von älteren Autoren hegte Hoyer an der Existenz von Wimpern auf den Papillenzellen Zweifel, glaubte aber dann bei Anwendung stärkerer Vergrösserungen sich von der Anwesenheit von Wimpern, wenn auch geringer Grösse, überzeugt zu haben. An Präparaten, die allerdings zu anderen Zwecken hergestellt und für eine definitive Entscheidung dieser Streitfrage nicht geeignet sind, finde ich gewöhnlich keine Flimmern auf den fadenförmigen Papillen; manche Stellen sind indessen zweifelhaft, so dass ich das völlige Fehlen von Wimpern an den genannten Zellen nicht mit der Bestimmtheit behaupten kann, wie Holl (s. auch *Papillae fungiformes*). Von grosser Bedeutung, nament-

lich auch für das functionelle Verständniss der Frage, scheint mir die Auffassung von Biedermann, die daher hier noch folgen möge. Nach Biedermann ist das Epithel auf den *Papillae filiformes* aus zwei Arten von Zellen zusammengesetzt. Die einen sind kolben- oder keulenförmige Elemente, deren vorderer Abschnitt sich dicht erfüllt zeigt mit feineren oder gröberen dunkeln Körnchen, wie sie in den Zellen der Zungendrüsen vorkommen. Zwischen diesen Zellen finden sich zahlreiche Flimmerzellen eingelagert, „deren Vorhandensein sich jedoch im frischen Zustande eigentlich nur durch die Flimmerbewegung verräth, da jede einzelne Zelle durch die bauchigen, sie begrenzenden Schleimzellen auf einen sehr kleinen Raum beschränkt erscheint". Die erwähnten Körner sind wie die entsprechenden Bildungen in den Zellen der Zungendrüsen als eine Vorstufe von Mucin zu betrachten, und es käme somit auch dem Oberflächenepithel der Zunge die Fähigkeit, Schleim zu produciren, zu; ein Nerveneinfluss auf diese Thätigkeit, wie sie an den Drüsen sicher ist, war jedoch dort nicht mit Sicherheit zu constatiren. Wie oben bemerkt, hat auch Holl Entsprechendes beobachtet.

Von Bedeutung wird dieser Befund von Biedermann noch dadurch, dass der genannte Forscher selbst in den Zungendrüsen zwischen den Schleimzellen Flimmerzellen gefunden hat. Zweifellos ist es wohl, dass diesen eine Bedeutung für die Entfernung des Secretes zukommt. Das Vorkommen von Flimmerzellen neben Schleimzellen erscheint damit unter dem Gesichtspunkt einer Art Symbiose, einer functionellen Verknüpfung, und die Angaben, die für das Vorkommen von Flimmerzellen auf den *Papillae filiformes* sprechen, sind um so mehr einer Nachprüfung werth.

Die zwischen den Epithelzellen der *Papillae filiformes* befindliche Kittsubstanz ist von Arnold und Thoma eingehend studirt, und ihr Zusammenhang mit dem Saftcanalsystem der Schleimhaut nachgewiesen worden. Indigschwefelsaures Natron, in das Blutgefässsystem injicirt, kam in den Kittleisten zur Abscheidung.

2. *Papillae fungiformes* (Breite Papillen, *Papillae gustatoriae*).

Die *Papillae fungiformes* haben einen grösseren Durchmesser und auch etwas beträchtlichere Höhe als die *Papillae filiformes*. Der Bindegewebskörper der Papille ist cylindrisch gestaltet und besteht in seinem grösseren unteren Theil aus einem Gewebe, ähnlich dem, das die Grundlage der übrigen Zungenschleimhaut bildet: es ist locker, faserig, enthält ziemlich viel Bindegewebskörperchen und ist von spärlichen, dünnen, elastischen Fasern durchflochten (Engelmann). In diesem Bindegewebe finden sich die Enden der Muskelfasern, bis hier dringen die Capillarschlingen vor, und bis hierher bewahrt auch der in die Papille eintretende Nerv seine Markscheide. Ueber dem geschilderten Bindegewebscylinder liegt eine Scheibe von eigenthümlichem Gewebe (Nervenschaale E. A. Key; Nervenkissen Engelmann) und über dieser das Epithel.

In Bezug auf das Epithel gehen auch bei den *Papillae fungiformes* die Ansichten aus einander. Sicher ist jedenfalls, dass der grösste mittlere Theil der kreisrunden Endfläche der Papille von Elementen besetzt ist, die keine Flimmern besitzen. Sie sind in specifischer Weise differenzirt zu einem Sinnesorgan („Geschmacksscheibe" Engelmann; „Endscheibe" Fr. Merkel), dessen feinerer Bau ebenso wie das Verhalten der Nervenendigungen und die Structur des oben erwähnten „Nervenkissens" bei der Anatomie der Sinnesorgane geschildert werden.

Um dieses wimperlose Gebiet der Endfläche bilden Flimmerzellen einen schmalen Kranz, der von den meisten Autoren beschrieben, von Holl dagegen

negirt wird. Ich habe ihn bei *Rana fusca* wiederholt deutlich gesehen und muss daher an seiner Existenz festhalten. Was die Seitenflächen der *Papillae fungiformes* anlangt, so leugnet Holl das Vorkommen von Flimmerzellen auch hier durchaus, auch Engelmann fand hier keine Wimperzellen, die dagegen von anderen Autoren beschrieben wurden. Nach Biedermann sind auch hier zwei Zellarten zu unterscheiden: 1. Zellen mit granulirter Innen- und hyaliner Aussenzone, die als Schleim producirende Elemente aufzufassen sind, und 2. dazwischen Flimmerzellen. (Vergl. das bei den *Papillae filiformes* hierüber Gesagte.)

In den bindegewebigen Körper der *Papillae fungiformes* treten die Enden verästelter Muskelfasern, Capillarschlingen und Nerven ein. Die Muskelfaseräste steigen vertical in die Papille auf, nahe der Schleimhaut, an der Peripherie gelegen, und zerfallen in feinere Aestchen. Von der Capillarschlinge, die mit dem Nerven in der Achse der Papille aufsteigt, giebt Hyrtl an, dass sie an der Umbiegungsstelle des aufsteigenden schwächeren Schenkels in den absteigenden stärkeren etwas gewunden, eingerollt oder geknäuelt erscheint. Es würde sich so auch hier um einen „abwickelbaren Gefässknäuel" handeln, wie solche Hyrtl in der ganzen Zungenschleimhaut des Frosches beschrieben hat (s. Gefässe der Zunge). Auch Fixsen schildert den Glomerulus der *Papilla fungiformis* ähnlich, giebt aber daneben an, dass auch directe Verbindungen des *Vas advehens* und *Vas revehens* an der Papillenbasis vorkommen. Die Knäuelbildung der Capillarschlinge hängt natürlich mit der Dehnbarkeit der Papille, wie der ganzen Schleimhaut, zusammen. Das aus fünf bis zehn markhaltigen Fasern bestehende Nervenstämmchen der *Papilla fungiformis*, das dem *N. glossopharyngeus* entstammt, steigt in der Achse der Papille mit geschlängeltem Verlaufe bis zu dem Nervenkissen auf. Alsdann verlieren die Nervenfasern ihr Mark; ihr Neurilemm verschmilzt mit der festen Grundsubstanz des Nervenkissens, die marklos gewordenen Fasern treten in das Nervenkissen ein und bilden unter wiederholter dichotomischer Theilung ein zartes Nervengeflecht in demselben (Engelmann). Von hier aus steigen feine Fasern zahlreich zu dem Epithelstratum in die Höhe (s. Sinnesorgane).

Zungendrüsen.

Zungendrüsen.

Die Oberfläche der Zunge, abgesehen von ihrem Randsaum, ist durch starken Reichthum an Drüsen ausgezeichnet, während diese an der Unterfläche gänzlich fehlen.

Die Drüsen stellen Schläuche von verschiedener Länge dar, die an ihrem unteren Ende meist mit mehreren verschieden weiten Aussackungen versehen sind. Die Mündungen der Drüsen finden sich in den Schleimhautthälern zwischen den Papillen; die unteren Enden reichen tief in die Muskelmasse hinab. Aussen sind sie von einer *Membrana propria* umgeben. Eigene contractile Elemente der Wandung fehlen; dagegen sind die Drüsen von den quergestreiften Muskelfasern umgeben, deren Contraction wohl einen entleerenden Einfluss auf die Schläuche ausüben kann. Das Epithel, das der *Membrana propria* aufsitzt, besteht aus einer einfachen Lage von der

Mehrzahl nach durchaus gleichartigen, cylindrischen, flimmerlosen Zellen, die höher und schmaler sind, als die Zellen auf den Papillen. An der Basis sind sie abgestumpft, selten in eine oder zwei Spitzen ausgezogen. Dazwischen konnte Biedermann Flimmerzellen constatiren.

Den flimmerlosen Zellen kommt die Production des hauptsächlich aus Mucin bestehenden Secretes zu, während die Flimmerzellen wohl für die Entleerung des Secretes von Bedeutung sind. Die Anwesenheit von flimmernden Elementen in den Drüsen der Froschzunge ist erst von Biedermann festgestellt; insbesondere an lange gereizten und dadurch ganz aufgehellten Drüsen konnte der genannte Forscher das Spiel der Flimmerzellen sehr leicht und schön beobachten.

Auch das Verhalten des Schleim bereitenden Drüsenepithels ist von Biedermann eingehend untersucht worden. Derselbe findet an den frisch untersuchten Zellen der lebenden „ruhenden" Zungendrüsen eine mit dunkeln Körnchen (Mucigen) vollgepfropfte Innenzone, die sich von der ganz hyalinen, der *Membrana propria* zugekehrten Aussenzone deutlich abhebt. In letzterer liegt der nicht immer sichtbare Kern, der rundlich, regelmässig begrenzt ist und im Inneren ein glänzendes Kernkörperchen enthält. Eine Grenzmembran der Zelle ist vorhanden.

Durch die Einwirkung der verschiedensten Reagentien, wie sie zur Isolation oder Fixation der Zellen benutzt werden, entstehen Veränderungen, die schliesslich ein ganz anderes Bild der Zellen ergeben. Es kommt mehr oder weniger rasch und vollkommen zu einer Aufhellung und Quellung der Körner; die ganze Zelle wandelt sich schliesslich in ein durchsichtiges, blasiges Gebilde um, das rundlich, cylindrisch oder tonnenförmig gestaltet ist, ausnahmslos eine deutliche doppeltconturirte, am Vorderende der Zelle geöffnete Grenzmembran erkennen lässt, während im Grunde derselben der ovale oder plattgedrückte Kern, umgeben von einer wechselnden Menge feinkörnigen Protoplasmas, sichtbar wird. Von diesem letzteren strahlt dann meist ein Netz feiner, hier und da etwas verdickter Protoplasmafäden aus, die vorher durch die Körnchen der Innenzone verdeckt waren und nun erst nach Umwandlung derselben in die hyaline Substanz sichtbar werden, bisweilen auch mit dieser zusammen aus der Mündung der Zelle herausragen.

Die geschilderte Quellung und Aufhellung der Innenzone durch Umwandlung der Körner ergiebt sich selbst nach längerer Einwirkung einer fünfprocentigen Lösung von neutralem chromsaurem Ammoniak, die andere Zellstructuren sehr gut erhält; nur bei kurzer Einwirkungsdauer (vier bis fünf Stunden) der Lösung erhält man auch von den Zellen der Zungendrüsen Bilder, die dem Verhalten der lebenden Zellen nahe kommen. Dagegen erzeugen Fixationsmittel (Osmiumsäure, absoluter Alkohol) die geschilderten Kunstproducte. Die in Alkohol fixirten und mit Carmin gefärbten Präparate zeigen als Hauptmasse der Zelle eine helle ungefärbte Substanz (die eben aus der Umwandlung der Körner hervorgegangen ist), während der basal gelegene, meist etwas abgeplattete Kern, sowie eine geringe Menge ihn umgebenden Protoplasmas intensiv gefärbt erscheinen. Die seitlichen Grenzmembranen der fast durchweg nach dem Drüsenlumen zu geöffneten Zellen erscheinen deutlich als hellglänzende Linien. Zwischen den hellen Schleimzellen erkennt man dann platte, unregelmässig gestaltete Zellen vom Charakter der sogenannten „Stützzellen". Biedermann hat auch die morphologischen Veränderungen der Drüsenzellen nach lang andauernder Nerven-

reizung verfolgt. (Ueber den Einfluss des Nervensystems auf die Drüsen siehe unten.) Die thätig gewesene Drüse ist verkleinert, in allen Dimensionen geschrumpft; die einzelnen Drüsen sind durch dickere Bindegewebsschichten von einander getrennt, wohl in Folge der vermehrten Transsudation und dadurch bedingten Auflockerung des Zwischengewebes. Die einzelnen Zellen sind in ihrer Höhe unverändert, haben aber an Breite abgenommen, und ihre Form ist bei gleichzeitiger Verkleinerung des Gesammtvolums der Drüse eine mehr oder weniger gestreckt cylindrische geworden. Frisch untersucht sehen die Zellen vollkommen hyalin und homogen aus, d. h. die dunkeln Körnchen sind verschwunden. In Alkohol fixirte und mit Carmin gefärbte Präparate ergeben umgekehrt einen Schwund der vorher so reichlich vorhanden gewesenen ungefärbten Substanz, an deren Stelle ein gleichmässig fein granulirtes, färbbares Protoplasma getreten ist. Der Kern ist nach vorn gerückt und länglich oval, entsprechend der Verschmälerung der Zelle. Es darf aus diesen Erscheinungen geschlossen werden, dass die Körner der Innenzone die Muttersubstanz des Mucins darstellen und bei der Secretion der Drüse zu diesem verbraucht werden. Dass sie nur eine Vorstufe des Mucins, ein Mucigen, repräsentiren und nicht Mucin selbst, geht aus ihrem chemischen Verhalten hervor. Mit der chemischen Umwandlung und allmählichen Lösung der in der körnigen Innenzone aufgespeicherten Substanz geht wahrscheinlich eine absolute Vermehrung des Protoplasmas Hand in Hand. Dafür, dass bei der Secretion ganze Zellen zu Grunde gehen, konnte Biedermann selbst nach lange anhaltender Nervenreizung keinerlei Andeutungen finden; doch kommt vielleicht hin und wieder eine partielle oder totale Abschnürung des Schleim bereitenden Vordertheiles der Zellen vor.

Die geschilderten morphologischen Veränderungen treten bei anhaltender Reizung des Nerven (*N. glossopharyngeus*), aber nur ausserordentlich langsam, auf. Doch finden sie sich nicht an allen Drüsen der gleichen Zungenhälfte in gleich hohem Maasse; ja selbst die Zellen einer und derselben Drüse bieten oft verschiedene Stadien der Veränderungen dar. Besonders nach dem Ausführungsgang der Drüse hin mischen sich mehr und mehr normale „ruhende“ Schleimzellen zwischen gereizte protoplasmatische.

Schliesslich bieten gewöhnlich einige Drüsen nach Nervenreizung ein ganz anderes Bild: eine starke Erweiterung durch Retention des zähen Secretes. Die Zellen bleiben alsdann in ihrem normalen Zusammenhang, werden aber durch den Innendruck des Secretes stark abgeplattet. Die Bedingungen für diese Cystenbildungen sind noch nicht ganz klar.

Innervation der Zungendrüsen.

Ueber den Einfluss des Nervensystems auf die Drüsen der Froschzunge liegen bereits eine Anzahl von Angaben vor. 1870 zeigte Lépine, dass die Zungendrüsen unter directem Einflusse des *N. glossopharyngeus* und des *N. hypoglossus* stehen, indem bei elektrischer Reizung dieser Nerven die betreffende Zungenhälfte nicht nur stärker geröthet erscheint, sondern sich alsbald auch mit einer starken Schicht fadenziehender Flüssigkeit bedeckt. Durch Beobachtungen von Hermann und Luchsinger ist die Anwesenheit secretorischer Fasern für die Froschzunge im *N. glossopharyngeus* und *N. hypoglossus* ebenfalls erwiesen, und schliesslich hat auch Biedermann das Gleiche bestätigt. Biedermann fand aber, dass die morphologischen Veränderungen der Drüsenelemente bei alleiniger Reizung des *N. hypoglossus* stets ausserordentlich viel geringer ausfallen, als

bei gleichzeitiger oder alleiniger Reizung des *N. glossopharyngeus*, woraus hervorgeht, dass die Hauptmasse der secretorischen Fasern im *N. glossopharyngeus* enthalten ist. Die letzten Endigungen der Nervenfasern an den Drüsen sind noch unbekannt.

Natur des Secretes.

Was das Secret der Zungendrüsen anlangt, so ist dasselbe vor Allem schleimig, sehr mucinreich, fadenziehend. Daneben besitzt es nach Lépine auch diastatische Wirkungen, und der genannte Forscher zählte daraufhin die Zungendrüsen des Frosches geradezu den Speicheldrüsen zu. Biedermann bezeichnet sie als echte Schleimdrüsen, indem sie nicht nur hinsichtlich des Baues der secretorischen Zellen mit den „Schleimspeicheldrüsen" im Wesentlichen übereinstimmen, sondern auch, wie diese, ein äusserst mucinreiches Secret liefern, und zudem sich bei Reizung ähnlich verhalten.

c) Musculatur der Zunge.

c) Musculatur der Zunge.

Die Muskeln der Zunge sind einzutheilen in Skeletmuskeln, d. h. solche, die von Skelettheilen aus in die Zunge einstrahlen, und Binnenmuskeln, d. h. solche, deren Ursprung und Ansatz innerhalb der Zunge selbst liegt.

Eine schon lange bekannte Eigenheit der Muskelfasern der Froschzunge (— die danach auch anderwärts mehrfach constatirt worden ist —) ist es, dass sie sich baumförmig verästeln und so mit einer grösseren Anzahl feinerer Fasern in die Schleimhaut ausstrahlen. Diese baumförmigen Verästelungen finden sich an der dorsalen, wie an der ventralen Oberfläche der Zunge. An der Dorsalfläche sind die feinsten Aestchen in die Papillen hinein zu verfolgen; an der Ventralfläche lassen sie sich besonders schön in situ erkennen in der dünnen Schleimhautpartie, die den *Sinus basihyoideus* begrenzt. Nach Behandlung mit Pikrinsäure sind sie hier schon mit starker Lupenvergrösserung erkennbar.

Was die Anordnung der Muskelfasern innerhalb des Zungenkörpers anlangt, so liegen die groben Bündel central, während unter der Oberfläche sich allenthalben ein dichteres Stratum von Fasern geringen Calibers, meist mit vielfacher Durchflechtung der einzelnen Fasern, findet. Diese dünncalibrigen Elemente sind wohl zum grössten Theile Astfasern von gröberen Muskelfasern; möglicher Weise gesellen sich ihnen aber auch selbständig gewordene Elemente bei. Eine genaue Entscheidung darüber muss speciellen Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Skeletmuskeln der Zunge.

Skeletmuskeln der Zunge.

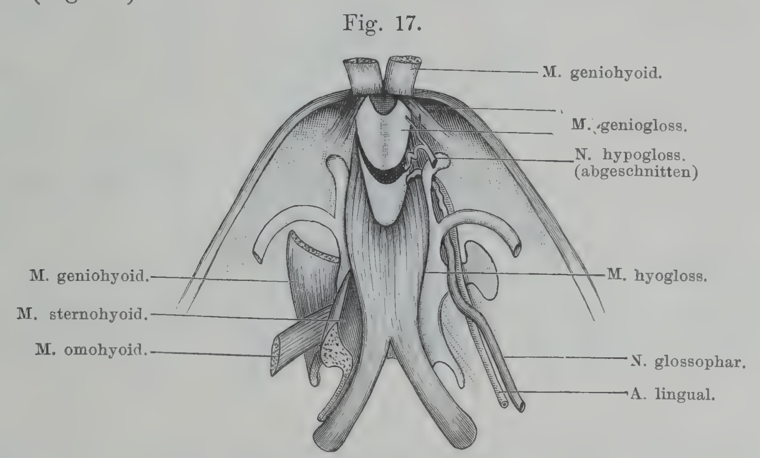
1. M. genioglossus.

1. *M. genioglossus.*

Der *M. genioglossus* wird, wenn auch an seinem Ursprung und in einigen seiner Ansatzportionen die Trennung in die Muskeln beider Seiten deutlich ist, doch am zweckmässigsten als einheitlicher Muskel beschrieben. Er entspringt von einem *Arcus tendineus*, dessen zwei Schenkel vorn jederseits von der Mittellinie an der *Pars mentalis* eines

Dentale befestigt sind. Die Symphyse zwischen beiden Unterkieferhälften und ihre nächste Nachbarschaft (das ganze *Tuberculum praelinguale*) bleiben für die medialen Portionen beider *Mm. geniohyoidei* reservirt. Der erwähnte, im Ganzen hufeisenförmig gekrümmte *Arcus tendineus* stellt einen schmalen Streifen dar; die Muskelfasern entspringen in der Hauptsache von seinem äusseren resp. hinteren Umfang. Doch gewinnen die beiden Schenkel des Bogens dicht hinter der Kieferspitze eine stärkere Entwickelung in horizontaler Richtung (Fig. 19), und hier entspringen die Fasern auch von ihrer Dorsal- und Ventralfläche. Der hufeisenförmigen Krümmung des Arcus entsprechend, begrenzt sich der *M. genioglossus* vorn mit einer concaven Linie (Fig. 17).

Fig. 17.



Zungenmuskeln von Rana fusca. Ventralansicht.

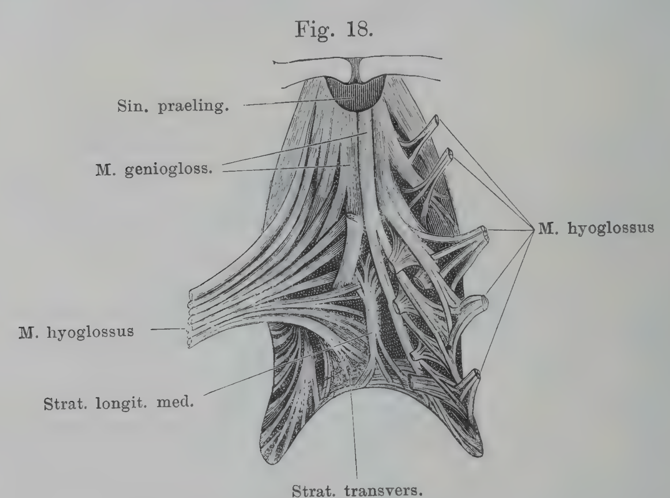
Die Muskelbündel des *M. genioglossus* gruppiren sich in drei, ihrem Ansatz nach verschiedene Portionen, die ich als *Pars lateralis*, *Pars basalis* und *Pars dorsalis* bezeichnen möchte.

Die *Pars lateralis* ist die schwächste Portion; sie begreift die von dem vordersten Ende eines jeden Bogenschenkels aussen und ventral entspringenden Fasern, die nach aussen und hinten in die *Mucosa oris* neben der Zungenwurzel einstrahlen.

Die *Pars basalis* bildet den kräftigsten Haupttheil des Muskels. Die Fasern dieser Abtheilung ziehen in horizontalem Verlaufe eine Strecke weit nach hinten und biegen alsdann ventralwärts um. Ihr Ende finden sie an dem Ventraltheil der kräftigen bindegewebigen Hülle, die den *M. genioglossus* umgiebt. Die Fasern der *Pars basalis* verlaufen innerhalb eines sehr kräftigen bindegewebigen Gerüstes, das

für jede einzelne Faser ein Fach formirt. Die Mehrzahl der Fasern strahlt nach der ventralen Mittellinie hin zusammen; je mehr peripher die Fasern liegen, um so mehr müssen sie daher auf ihrem absteigenden Verlaufe Bogen beschreiben (Fig. 19). Das Umbiegen der Fasern aus der horizontalen in die absteigende Verlaufsrichtung erfolgt in scharfen Winkeln (s. Fig. 16 auf S. 42). Die *Pars basalis* des *M. genioglossus* bildet einen sehr festen, conisch gestalteten Körper, dessen Spitze nach hinten gerichtet ist. Vorn setzt er sich in die beiden Ursprungsportionen fort, hinten gehen aus ihm zwei Zipfel hervor, die der *Pars dorsalis* angehören (Fig. 18).

Fig. 18.

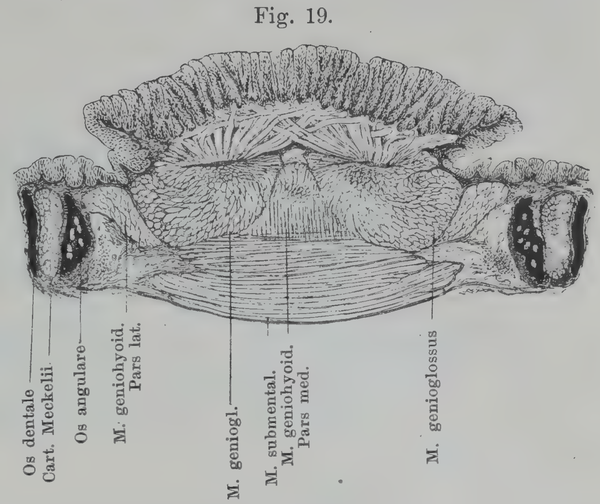


Muskeln der Zunge von der Ventralseite (R. esculenta). Rechterseits hauptsächlich M. hyoglossus, linkerseits hauptsächlich M. genioglossus. Die Pars basalis des M. genioglossus ist fortgenommen, um die Pars dorsalis dieses Muskels sichtbar zu machen. Linkerseits ist der M. hyoglossus durchschnitten und in seine einzelnen Bündel zerlegt.

Die *Pars dorsalis* des *M. genioglossus* schliesslich umfasst die Muskelbündel und -fasern, die in den Zungenrücken einstrahlen. Ihre einzelnen Abschnitte verhalten sich etwas verschieden von einander. Die vordersten, hier in Betracht kommenden Fasern entspringen von der Dorsalfläche des *Arcus tendineus* jederseits, und zwar von dem Ursprungsschenkel desselben, dicht hinter seiner Befestigung am Kiefer (Fig. 19). Die Muskelfasern steigen von hier aus direct dorsalwärts zum Rücken des vordersten Zungenabschnittes, bilden hier, sich verästelnd, ein dichtes musculöses Stratum und enden in der Schleimhaut. Ein grosser Theil von ihnen zieht medialwärts und kreuzt sich mit denen der anderen Seite in der Mittellinie. Ventral von diesem Muskellager findet sich der nachher zu schildernde *Sinus praelingualis*. —

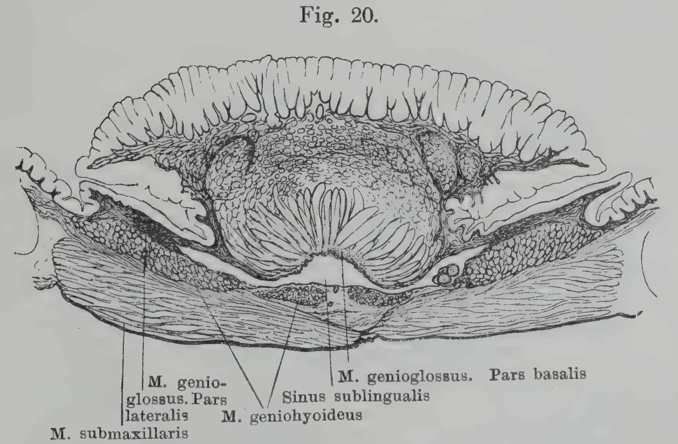
Dorsal gelegene Fasern des *M. genioglossus* gehen auch zu der ganzen übrigen Dorsalfläche der Zunge. Bevor sie in die Schleimhaut ausstrahlen, verlaufen sie mehr oder minder weit in longitudinaler Richtung, dorsal von der Masse der *Pars basalis* gelagert, nach hinten. Die für die lateralen Partieen der vorderen Zungenhälfte bestimmten Fasern formiren nur wenige gröbere Bündel, die sich von der übrigen Masse loslösen und in den seitlichen Zungenrand ausstrahlen. Das Gebiet der dorsalen Fasern reicht aber über das der *Pars basalis* hinaus caudalwärts bis zum hinteren Zungenrande. Die für die medianen Partieen der hinteren Zungenhälfte bestimmten

Fig. 19.



Querschnitt durch den Mundhöhlenboden einer jungen Rana fusca. Vorderer Theil der Zunge, Kreuzung der dorsalen Fasern des M. genioglossus.

Fig. 20.

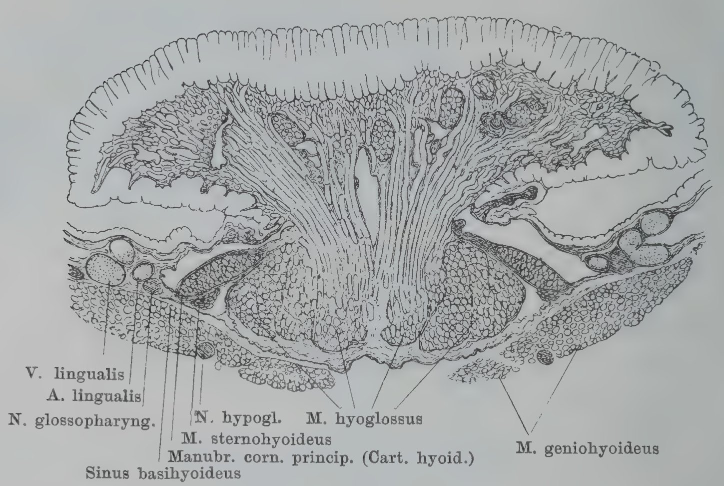


Querschnitt wie Fig. 19, aber etwas weiter caudal. Die Conturen der Schleimhaut sind nur angedeutet.

Fasern verlaufen eigenthümlich. Sie sammeln sich aus den dorsalen Genioglossusfasern von beiden Seiten her in Bündeln, die zwischen

den vertical aufsteigenden Hyoglossusbündeln hindurch nach hinten und medianwärts bogenförmig verlaufen und sich schliesslich zu einem in der Mittellinie der hinteren Zungenhälfte liegenden Muskelstrang

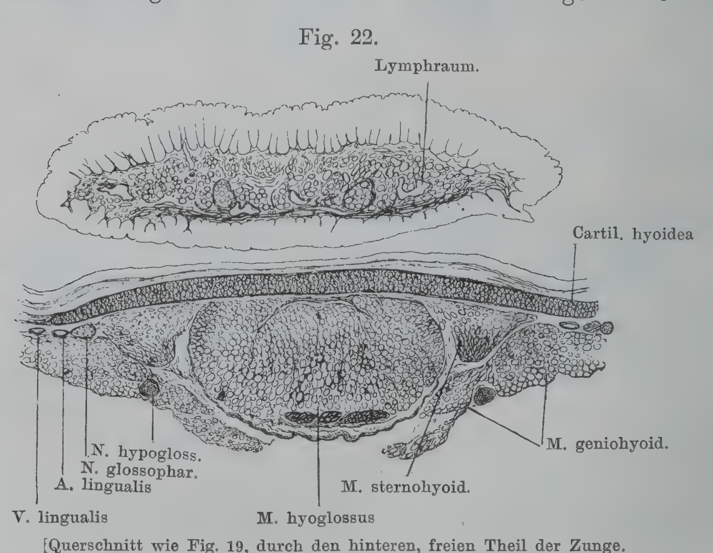
Fig. 21.



Querschnitt wie Fig. 19, durch das Einstrahlungsgebiet des M. hyoglossus in die Zunge.

vereinigen (Fig. 18, *Strat. longit. med.*). Aus diesem *Stratum longitudinale medianum* biegen dann vor dem hinteren Zungenrande wieder

Fig. 22.



Querschnitt wie Fig. 19, durch den hinteren, freien Theil der Zunge.

Faserbündel nach beiden Seiten hin ab, und verstärken so das hier gelagerte *Stratum transversum.*

Die für die seitlichen Abschnitte der hinteren Zungenhälfte bestimmten Fasern des *M. genioglossus* formiren zwei Bündel, die wie zwei hintere Hörner aus der Spitze des kegelförmigen Körpers hervorgehen und in divergenter Richtung nach hinten und aussen ziehen, um schliesslich in die beiden Zipfel der Zunge auszulaufen. Auf diesem Wege geben sie Faserbündel ab, die seitwärts in die Zungenränder ausstrahlen. Diese beiden hinteren seitlichen Bündel des *M. genioglossus* bilden sich aus den am meisten ventral gelegenen Fasern der dorsalen Genioglossusportion; sie liegen auch ventral von den das *Stratum longitudinale medianum* zusammensetzenden Bündeln, und sind leicht gegen die Umgebung zu isoliren. Dagegen sind sie schwer in den kegelförmigen Körper des Muskels hinein zu verfolgen und von den übrigen Massen desselben zu trennen, da die feste Hülle, die diesen Körper bedeckt, sich auch auf die hinteren Bündel fortsetzt.

Die *Pars basalis* ist von keinem der bisherigen Autoren in ihrem Verhalten genau erkannt worden. Es liegt das offenbar daran, dass sie von einer sehr festen Hülle umgeben ist, die die Isolirung der Muskelbündel um so mehr erschwert, als ja die Muskelfasern an dieser Hülle selbst inseriren. Wie Durchschnitte zeigen (Fig. 20), geht die Umhüllungsmembran der *Pars basalis* jederseits continuirlich in das *Stratum proprium* der Mundschleimhaut neben der Zunge über. Ein weiteres Moment, das die Präparation der *Pars basalis* erschwert, ist die Einlagerung der Fasern in ein sehr festes Bindegewebe, wodurch die Fasern eben zu dem kräftigen, festen, kegelförmigen Körper vereinigt werden. Dieses Gewebe, das continuirlich in die Umhüllungsmembran und in das *Stratum proprium* der oberflächlichen Schleimhautlage übergeht, formirt Hüllen um die einzelnen Fasern und muss diese wohl bis zu einem hohen Grade in ihrer Lage fixiren. Denn, wie Sagittalschnitte lehren (Fig. 16 a. S. 42), findet die Umbiegung der Fasern aus der horizontalen in die absteigende Richtung oft unter rechtem, ja sogar unter spitzem, nach vorn und ventralwärts offenem Winkel statt, woraus folgt, dass eine Streckung der Fasern durch die feste Zwischenmasse verhindert wird. Querschnitte durch den ganzen Muskel zeigen denn auch gewöhnlich nur zwei Kategorien von Faserquerschnitten scharf gegen einander abgesetzt: dorsal die rein quer getroffenen, und ventral die längs getroffenen, die wie die Blätter einer Knospe gegen die ventrale Mittellinie hin zusammenströmen (Fig. 20).

Innervation. *N. hypoglossus.*

Function. Der *M. genioglossus* ist Protractor der Zunge. Die Hauptbedeutung für das Hervorschlagen der Zunge besitzt dabei offenbar die *Pars basalis*, wie ein Sagittalschnitt ohne Weiteres erläutert. Die Contraction dieser Fasern muss zunächst den vorderen Theil der Zunge im Bogen um die vorn gelegene Ursprungsstelle des *M. genioglossus* herum bewegen. Die Bedeutung der zum vordersten Theil des Zungenrückens aufsteigenden und sich hier kreuzenden starken Fasern dürfte darin liegen, eben diesen vordersten Theil zu fixiren und als Drehpunkt geeignet zu machen.

Die *Pars lateralis* wird durch Vorziehen der benachbarten Schleimhautpartieen das Herausschnellen der Zunge unterstützen. Die günstige Anordnung der *Pars basalis*, ihre Beschränkung auf den vordersten Theil der Zunge, und

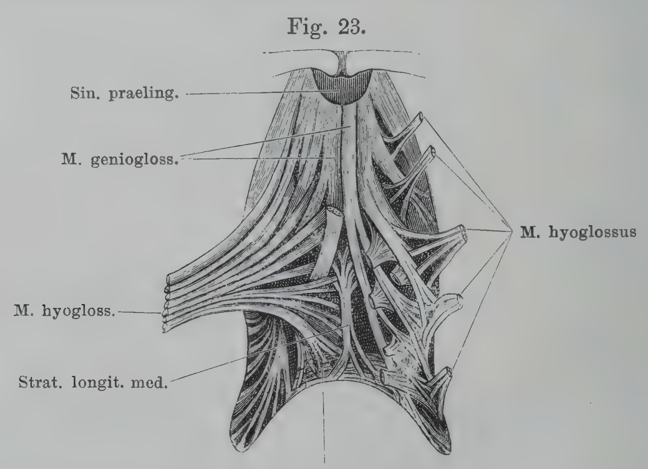
ihr Ansatz an der basalen Aponeurose, ermöglichen es, dass der hintere dehnbare Theil der Zunge rein passiv der Bewegung des vorderen Theiles folgen kann und in einem Kreisbogen herausgeschleudert wird, wodurch zugleich seine Dehnbarkeit in Anspruch genommen werden kann und die Zunge sich stark verlängern lässt. Wenigstens glaube ich, dass man sich den Vorgang in dieser Weise denken muss und für den eigentlichen Act des Herausschleuderns die dorsalen Portionen des Genioglossus als nicht so unmittelbar wesentlich wird auffassen dürfen. Dagegen werden diese, deren Contraction zugleich eine Höhlung des Zungenrückens zur Folge haben muss, ausserordentlich geeignet sein, das getroffene Object zu umgreifen und festzuhalten.

2. M. hyoglossus.

2. *M. hyoglossus.*

Der *M. hyoglossus* entspringt von dem ventralen Umfang des *Processus thyreoideus* der *Cartilago hyoidea*, bis zum hintersten Ende desselben. Der Ventralfläche des genannten Fortsatzes anliegend läuft der Muskel unter Convergenz mit dem der anderen Seite nach vorn und, entsprechend der Verlaufsrichtung des Fortsatzes, ventralwärts. An der Ventralfläche des *Corpus cartilaginis hyoideae* legen sich die Muskeln beider Seiten eng an einander und vereinigen sich geradezu zu einem einheitlichen Muskelkörper, der an der Ventralfläche der

Fig. 23.



Muskeln der Zunge von der Ventralseite (R. esculenta). Rechterseits hauptsächlich M. hyoglossus, linkerseits hauptsächlich M. genioglossus. Die Pars basalis des M. genioglossus ist fortgenommen, um die Pars dorsalis dieses Muskels sichtbar zu machen. Linkerseits ist der M. hyoglossus durchschnitten und in seine einzelnen Bündel zerlegt.

knorpeligen Zungenbeinplatte zwischen den *Mm. geniohyoidei* beider Seiten nach vorn verläuft. Vor dem vorderen Rande des Zungenbeinkörpers krümmt sich der Muskel aufwärts, um in die Zunge einzutreten. Dabei theilt er sich zunächst wieder in eine rechte und eine linke Hälfte und der Muskel einer jeden Seite zerfällt in eine Anzahl

grober Bündel, die radiär in die Zunge ausstrahlen. Die meisten von ihnen gehen gegen den ganzen lateralen Rand der Zunge hin. Sie ziehen dicht unter der Schleimhaut der Ventralfläche lateralwärts und bilden, sich verästelnd, längs des ganzen Seitenrandes der Zunge an deren Unterfläche ein Flechtwerk, dessen einzelne Stränge vielfach in einander greifen. Die einzelnen Bündel divergiren ihrerseits noch von einander, indem die vordersten lateral von dem dicken Kegel des *M. genioglossus* bis in den vordersten Zungentheil, die hintersten rückwärts in den hinteren Zipfel gelangen. Letztere biegen sich um den Vorderrand des Zungenbeinkörpers herum nach hinten. Die mehr medial gelegenen Bündel des *M. hyoglossus* dringen mehr direct zum Rücken der Zunge und benutzen dabei die Lücken zwischen den Bündeln des *M. genioglossus.* Auch zwischen den beiden hinteren Zipfeln des *M. genioglossus* dringen Hyoglossusbündel zum Zungenrücken. Ein Theil dieser Bündel besitzt eine verticale Verlaufsrichtung, einige von ihnen biegen aber auch um den vorderen Rand des Zungenbeinkörpers herum nach hinten um und strahlen in den hinteren Theil der Zunge bis zu deren hinterem Rande aus (Fig. 16 auf S. 42).

Von den Fasern, die in den hinteren Theil der Zunge ausstrahlen, gehen gleich bei ihrem Eintritt in den festen Zungenkörper sehr feine Fasern ab, die sich in der oberflächlichsten Schleimhautschicht der Ventralfläche und auch in der Schleimhaut über dem *Sinus basihyoideus* verbreiten. Sie finden weiter unten als *Stratum arcuatum* Erwähnung.

Der *M. hyoglossus* ist von einer festen Hülle umgeben, die ihm auch in die Zunge hinein folgt und hier sich in die Umhüllungsscheiden der einzelnen Muskelbündel fortsetzt. Sie ist dorsal und ventral nicht ganz gleich ausgebildet. Ventral ist sie sehr kräftig, bekleidet den Ventralumfang des Muskels und setzt sich seitwärts in die Bedeckung des *M. sternohyoideus* fort. Vor dem Vorderrande des Zungenbeinkörpers ist sie seitlich an den *Cornua principalia* (*Manubria* und *Processus anteriores*) befestigt, noch weiter vorn befestigt sie sich seitlich an der Mundschleimhaut und bildet so das ventrale (laterale) Blatt des *Septum glossohyoideum* (Theil II, Fig. 141), das den *Sinus sublingualis* vom *Sinus basihyoideus* trennt, und in dem die Gefässe und Nerven in die Zunge eintreten. Bei zurückgeschlagener Zunge bildet die ventrale Umhüllungsmembran des *M. hyoglossus* eine Falte, die vor der Divergenzstelle beider *Mm. hyoglossi* nach vorn in den *Sinus sublingualis* hineinragt (Fig. 16 und Fig. 17). In dieser Falte laufen Gefässe und Nerven. — Am Dorsalumfang des *M. hyoglossus* ist die Umhüllungsmembran unterhalb des Zungenbeinkörpers dünn, dagegen erlangt sie eine besondere Mächtigkeit vor dem Vorderrande des Zungenbeinkörpers, wo sie in der hier befindlichen Incisur, zwischen dem Vorderrande des Corpus und den Wurzeln beider Manubria, befestigt ist. Von hier setzt sie sich ebenfalls in die Zunge hinein fort. Der in der vorderen Incisur des Zungenbeinkörpers ausgespannte

Theil der Membran bildet bei zurückgelegter Zunge ebenfalls eine Falte (Fig. 16), die beim Herausschleudern der Zunge ausgeglichen wird. Vor dem scharfen Rande dieser Duplicatur geht die dorsale Bedeckungsmembran des *M. hyoglossus* seitwärts ebenfalls in das *Septum glossohyoideum* über, dessen dorsales (mediales) Blatt bildend (Fig. 141 des II. Theiles). Die dorsale Umhüllungsmembran begrenzt den *M. hyoglossus* gegen den *Sinus basihyoideus*.

Die Ventralfläche des Muskels blickt somit (wenigstens theilweise) gegen den *Sinus sublingualis*, die Dorsalfläche gegen den *Sinus basihyoideus*. Zwischen den Bündeln des Muskels hindurch communiciren beide Räume mit einander.

Innervation. *N. hypoglossus*.

Function. Der *M. hyoglossus* ist der Retractor der Zunge. An der herausgeschlagenen Zunge befinden sich seine Fasern in gedehntem Zustande, und ihre Contraction wird somit die Zunge in die Ausgangslage zurückführen. Auch für die Fasern, die sich um den vorderen Rand des Zungenbeinkörpers herumschlagen, um in den hinteren Theil der Zunge auszustrahlen, muss dasselbe gelten; wenn es ihrer Verlaufsrichtung nach so scheinen könnte (vergl. Fig. 16), als ob ihre Contraction die Zunge aus dem Maule herausklappen müsste, so wird das widerlegt durch die Ueberlegung, dass der Drehpunkt, um den herum die Zunge bewegt werden kann, nicht hinter dem Hyoglossus gelegen ist, sondern vor ihm, dicht hinter der Kieferspitze, entsprechend der festesten Partie der Zunge. So wird also auch die Contraction der zum hinteren Zungenrand verlaufenden Hyoglossusfasern nur die Bedeutung haben können, die Zunge an den Mundhöhlenboden anzudrücken und durch Senkung ihres hintersten Abschnittes ihren Rücken in longitudinaler Richtung convex zu gestalten. Einen entsprechenden Einfluss auf die Krümmung der Zungenoberfläche in transversaler Richtung werden auch die lateralen Bündel des *M. hyoglossus* haben: war der Rücken durch den *M. genioglossus* gehöhlt, so wird derselbe durch den *M. hyoglossus* wieder abgeflacht oder gar convex gekrümmt werden müssen. Der *M. hyoglossus* ist somit in Allem der Antagonist des *M. genioglossus*.

Binnenmuskeln der Zunge.

Binnenmuskeln der Zunge.

Dass in der Froschzunge wirkliche Binnenmuskeln, deren beide Enden sich in der Schleimhaut der Zunge selbst finden, vorkommen, wird bewiesen durch eine Beobachtung von Biesiadecki und Herzig, die aus der Froschzunge Muskelfasern mit baumförmigen Verästelungen an beiden Enden isoliren konnten. Wo aber diese Binnenmuskeln zu suchen sind, darüber ist etwas ganz Bestimmtes noch nicht anzugeben. Verticale Fasern kommen hierfür wohl nicht in Betracht; die so verlaufenden Elemente leiten sich wohl alle vom *M. hyoglossus* und vom *M. genioglossus* ab. Dagegen ist an transversale und longitudinale Elemente zu denken. Bei der Unsicherheit, die über diesen Punkt herrscht, sind die nachfolgenden Angaben nur mit Vorbehalt gemacht.

Stratum transversum.

Quer verlaufende Muskelfasern finden sich in der Zunge sowohl dorsal wie ventral, an beiden Stellen sehr oberflächlich gelagert. Die unter der Oberfläche

des Zungenrückens verlaufenden werden von Fixser als *M. transversus* aufgeführt, auch Prinz Ludwig Ferdinand schildert sie. Die Fasern besitzen geringes Caliber. Wie weit sie selbständiger Natur sind, bleibe dahingestellt. Ihre Contraction wird den Zungenrücken verschmälern und in transversaler Richtung höhlen.

Kräftiger als am Rücken ist das transversale Muskelstratum an der Ventralfläche der Zunge, und zwar ganz besonders dicht vor dem hinteren Rande. Dass diesen Fasern wenigstens theilweise eine selbständige Bedeutung zukommt, ist mir sehr wahrscheinlich, wenn auch ein Theil von ihnen aus dem nachher zu erwähnenden *Stratum longitudinale medianum* von der Mittellinie aus nach beiden Seiten ausstrahlt. Vor dem hinteren Zungenrande und in den beiden hinteren Zungenzipfeln formiren die transversalen, dorsalen und ventralen Fasern geradezu einen oberflächlich gelegenen Ring, der die groben Längsbündel (des *M. hyoglossus*, *M. genioglossus* und des *Stratum longitudinale medianum*) umgiebt.

Stratum longitudinale medianum.

In der hinteren Zungenhälfte findet sich ein median verlaufendes, ziemlich dickes Muskelbündel, das sowohl vorn wie hinten in eine Anzahl kleinerer Bündel nach beiden Seiten hin aus einander strahlt (Fig. 23). Schon oben wurde erwähnt, dass in dieses Bündel dorsal gelegene Genioglossusfasern zu verfolgen sind, die die mittleren Hyoglossusbündel von beiden Seiten bogenförmig umgreifen. Doch halte ich es für möglich, dass die Fasern dieses Stratum zum Theil auch selbstständiger Natur sind. Hinten weichen die Bündelchen, wie erwähnt, nach beiden Seiten aus einander und helfen somit das *Stratum transversum ventrale* formiren, wenn sie es nicht ganz bilden.

Stratum arcuatum.

Mit dem Namen *Stratum arcuatum* möchte ich Züge von Muskelfasern bezeichnen, die an der Ventralfläche der Zunge, ganz oberflächlich gelegen, im Bogen um den lingualen Theil des *Sinus basihyoideus* herum ziehen, parallel zu der Anheftungsgrenze der Schleimhaut. Sie ziehen also lateral von dem Einstrahlungsgebiet des *M. hyoglossus* in longitudinaler, den Seitenrändern der Zunge paralleler Richtung entlang, und biegen hinter diesem Einstrahlungsgebiet in die transversale Richtung um. Die einzelnen Fasern sind sehr dünn, aber durch Pikrinsäure (mit Zusatz von etwas Salzsäure) schon makroskopisch leicht sichtbar zu machen. Sie scheinen vielfach unter einander zusammen zu hängen, doch handelt es sich wohl überall nur um eine vielfache Kreuzung der Fasern. Auch in dem losen und dünnen Theil der Schleimhaut, die den *Sinus basihyoideus* abschliesst, sind diese Züge vorhanden. Die einzelnen Fasern sind dünncalibrig, sie enden mit den bekannten baumförmigen Verästelungen. Zum Theil lösen die Fasern sich von den gröberen Stammfasern des *M. hyoglossus* als Astfasern ab; ob dies für alle gilt, vermag ich nicht zu entscheiden.

Zungenbewegungen.

Zungenbewegungen.

Fassen wir die wichtigsten Momente, die für die Zungenbewegungen in Betracht kommen, hier noch einmal zusammen, so ist zunächst zu betonen, dass der *M. genioglossus* der kräftige Protractor, der *M. hyoglossus* der *Retractor linguae* ist. Die Zunge wird durch die *Pars basalis* des *M. genioglossus* um die vorn gelegene Ursprungsstelle des Muskels herum im Kreise nach vorn bewegt und erfährt dabei eine Dehnung und Verlängerung ihrer hinteren weichen Hälfte. Die Contraction der dorsalen Genioglossusfasern wird dann geeignet sein, das

weiche Organ eng um das getroffene Object herum zu schmiegen. Dabei wirken vielleicht auch selbständige Binnenmuskeln der Zunge mit. Die Grösse der Rotationsbewegung, die die Zunge bei dem Hervorschleudern durchmacht, beträgt 180°: die frühere dorsale Fläche blickt am Ende der Bewegung ventralwärts. Die rasche Senkung des Unterkiefers durch die *Mm. geniohyoidei* und wohl auch eine Hebung und Vorwärtsbewegung des Zungenbeinknorpels wird das Herausklappen der Zunge begünstigen können (letztere, indem sie den Widerstand des *M. hyoglossus* vermindert), aber die wichtigste Bedeutung besitzt doch die *Pars basalis* des *M. geniohyoideus.* Das Zurückziehen der Zunge erfolgt dann durch den *M. hyoglossus*, der zugleich die Höhlungen des Zungenkörpers wieder ausgleicht. Unterstützend wirken die Retractoren des Zungenbeinknorpels: *M. sternohyoideus* und *M. omohyoideus.*

Dugès hat grossen Werth auf die Erhebung des Mundhöhlenbodens und des hinteren Abschnittes des Zungenbeinknorpels gelegt (durch die *Mm. submaxillaris*, *subhyoideus* und *petro-hyoidei*); mehr wie eine unterstützende Wirkung kann diesen Muskeln aber nicht zukommen. Das Verhalten des *M. genioglossus* war Dugès unbekannt, und so war die hohe Bewerthung jener Muskeln ein Nothbehelf.

An dem getödteten Froschkopf kann man die Zunge sehr leicht aus dem Maule hervortreten lassen, wenn man (z. B. vom *Sinus basilaris* aus) den *Sinus basihyoideus* und *Sinus sublingualis* mit Luft füllt. Dass aber auch bei der raschen, blitzartigen, willkürlichen Schleuderbewegung der Zunge des lebenden Thieres eine plötzliche Füllung der Sinus mit Lymphe eine Rolle spielen soll, wie Jourdain meint, ist wohl unmöglich, und das Verhalten des *M. genioglossus* macht eine derartige Annahme überflüssig.

Es sei hier nochmals daran erinnert, dass für die Klebrigkeit der Zunge nicht nur das Secret der Zungendrüsen, sondern auch das der Intermaxillardrüse in Betracht kommt, das durch die herausklappende Zunge abgestrichen wird (S. 27).

d) Nerven und Gefässe der Zunge.

d) Nerven und Gefässe der Zunge.

Nerven.

In die Zunge des Frosches treten nur der *N. glossopharyngeus* und der *N. hypoglossus* ein, dagegen existirt kein Zungenast des Trigeminus oder des Facialis. Die Zungennerven und ihre Aeste verlaufen stark geschlängelt.

Im *N. glossopharyngeus* verlaufen: 1. vasodilatatorische Fasern für die Zungengefässe (nachgewiesen von Lépine und Biedermann); 2. secretorische Fasern für die Zungendrüsen (Lépine, Hermann und Luchsinger, Biedermann); 3. Sinnesfasern für die *Papillae fungiformes.* — Im Stamm des *N. glossopharyngeus* wie in seinen feineren Verzweigungen fand Biedermann zahlreiche einzelne, bisweilen aber auch gruppenweise beisammenliegende Ganglienzellen.

Der *N. hypoglossus* führt: 1. motorische Fasern für die Zungenmuskeln, 2. vasodilatatorische Fasern für die Gefässe (Lépine, Biedermann), 3. secretorische Fasern für die Zungendrüsen (Lépine, Hermann und Luchsinger, Biedermann).

Gefässe.

Das arterielle Gefäss der Zunge ist die *A. lingualis*, ein Ast der *A. carotis externa.* Die Arterie, sowie ihre Zweige und feinsten Aeste sind ausserordentlich lang, um die starke Verlängerung der Zunge, beim Herausschleudern der-

selben, mitmachen zu können. Bei zurückgelegter Zunge verlaufen die Gefässe daher sehr stark geschlängelt und geknäuelt. Hyrtl hat diese „abwickelbaren Gefässknäuel“ der Froschzunge durch Injection dargestellt und abgebildet; namentlich die Gefässe der hinteren Zungenzipfel zeigen eine Unzahl von Schlängelungen und Knäuelbildungen, die ein sehr zierliches Bild geben. Dass sich die Schlängelungen und Krümmungen bei Dehnung des Organes ausgleichen, konnte Hyrtl unter dem Mikroskop beobachten. Die Venen der Zunge sammeln sich jederseits in einer *V. lingualis*, die einen Wurzelast der *V. jugularis externa* darstellt. In der hinteren Zungenhälfte ist meist eine in der Mittellinie verlaufende *V. mediana* zu constatiren, die sich gegen die Zungenwurzel hin in zwei zu den *Vv. linguales* gehende Zweige theilt. An den Capillaren der Froschzunge fand Arnold Buckelbildungen nach Unterbindung der Venen, aber auch ohne diese. Es scheint somit, als ob auch in der Zunge ähnliche Verhältnisse sich finden, wie in der Schleimhaut des Mundhöhlendaches. Doch sind sie ohne vorherige Venenunterbindung in der Froschzunge nur in sehr geringer Zahl zu treffen. Schöbl hat die Divertikel „auf der Schleimhaut des Unterkiefers bis zur Zungenwurzel und an den Rändern derselben“ beobachtet.

Was das Lymphgefässsystem der Zunge anlangt, so sind der *Sinus basihyoideus* und der *Sinus sublingualis* bereits im II. Theil geschildert (s. auch oben die Fig. 16). Beide Sinus hängen vielfach mit einander zusammen und zwar zwischen den Bündeln des *M. hyoglossus*. Von dem *Sinus sublingualis* aus setzt sich ein System unter einander zusammenhängender Lymphräume, immer kleiner werdend, durch die ganze Zunge hindurch, auch in die beiden hinteren Zipfel hinein, fort. Aus diesem Mutternetze geht ein oberflächliches, zweites Netz hervor, welches als eigenthümliches Netz der Schleimhaut mit seinen Maschen die Zungendrüsen umgreift (Langer). Auch in die *Papillae fungiformes* hinein konnte Langer Röhrchen verfolgen, die aus dem oberflächlichen Netze abgehen.

Ausser den beiden oben erwähnten grösseren Lymphsinus findet sich in der Zunge noch ein dritter, den ich als *Sinus praelingualis* bezeichnen will. Er war mir früher entgangen. Dieser Sinus liegt dicht hinter dem *Tuberculum praelinguale* unter der Schleimhaut der Zungenspitze. Dorsal wird er von der Zungenschleimhaut begrenzt, in der hier die vertical aufsteigenden Fasern des *M. genioglossus* sich kreuzen, vorn und ventral durch die medialen Portionen beider *Mm. geniohyoidei* (die vorn am *Tuberculum praelinguale* inseriren), seitlich und hinten durch den *M. genioglossus*. Er communicirt mit dem *Sinus sublingualis*.

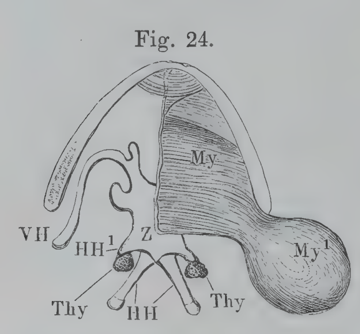
6. Die Schallblasen.

6. Die Schallblasen

Die Schallblasen oder Schallsäcke (*Sacci vocales*), die nur dem männlichen Thiere zukommen, bilden in aufgeblähtem Zustande kugelige, ventral- und lateralwärts gerichtete Aussackungen der Schleimhaut am Boden der Mundhöhle. Die enge Eingangsöffnung (Fig. 8) einer jeden Schallblase liegt medial von dem Mundwinkel am Mundhöhlenboden zwischen dem Unterkiefer und dem *Cornu principale* des Zungenbeinknorpels; die beiderseitigen Oeffnungen sind also weit von einander getrennt, und es besteht überhaupt nirgends eine Communication der Blasen beider Seiten. Die Wand der Blase ist eine Fort-

setzung der Mundschleimhaut und besteht aus einem bindegewebigen, an elastischen Fasernetzen reichen *Stratum proprium*, dem aussen eine Schicht quergestreifter Muskelfasern eng anliegt. Diese gehören dem *M. subhyoideus* an, der den Schallsack rings umgiebt. Das Innere des Sackes ist von einem geschichteten, platten, flimmerlosen Epithel ausgekleidet. Erst gegen die in die Mundhöhle führende Oeffnung zu tritt Flimmerepithel auf (Leydig).

Fig. 24.



Ausgestülpte Schallblase und freigelegte Glandula thyreoidea. Nach Wiedersheim, aus der I. Auflage.
My M. submaxillaris. My[1] M. subhyoideus, die Schallblase umhüllend. Thy Glandula thyreoidea. Z Zungenbeinkörper. VH Cornu principale. HH Proc. thyreoideus. HH[1] Proc. postero-lateralis.

Die äussere Oberfläche des Schallsackes ist mit der äusseren Haut nicht verbunden, sondern blickt frei in den *Saccus lymphaticus submaxillaris*. Bei *Rana esculenta*, wo die Schallblasen am kräftigsten entwickelt sind, ist die Haut in einem entsprechenden, kreisrunden, scharf begrenzten Gebiete, medial vom Kieferwinkel, stark verdünnt, ungemein dehnbar, und hat ein schwärzliches Aussehen, wodurch sie sich scharf von der dicken grünen Haut der Umgebung absetzt. Im luftleeren Zustande der Schallblase liegt diese dünne Hautpartie einwärts gefaltet und eine von hohen Falten begrenzte Nische der Haut bedingend unter dem Trommelfell medial vom Kieferwinkel; dagegen wird sie bei Anfüllung des Sackes mit Luft in Form einer scharf begrenzten, kugeligen Blase vorgetrieben. (Sie lässt sich auch sehr leicht vom *Saccus submaxillaris* aus künstlich aufblasen.)

Die Schallblasen werden beim Schreien des Thieres aufgebläht und fungiren als Resonatoren; dabei treten sie bei *Rana esculenta* jederseits hinter und etwas unterhalb des *Angulus oris* und des Trommelfelles sackartig hervor, die dünne Haut, wie erwähnt, mit ausstülpend.

Die Schallblasen kommen bei allen drei einheimischen Ranaarten den Männchen zu, doch sind sie bei *Rana fusca* und *Rana arvalis* nicht so gross als bei *Rana esculenta*, und die Haut über ihnen zeigt keine besonderen Veränderungen. Sie treten daher bei Anfüllung auch nur in den *Sinus submaxillaris* hinein und wölben dessen Haut nicht so stark hervor. Bei *Rana arvalis* sind sie noch kleiner als bei *Rana fusca*; bei *Rana agilis* fehlen sie ganz (Leydig, Camerano).

C. Organa digestoria propria.

C. Organa digestoria propria.

Zu den Verdauungsorganen im engeren Sinne gehören die verschiedenen Abschnitte des Rumpfdarmes, die als Vorder-, Mittel- und

Enddarm zu unterscheiden sind, wobei freilich gleich hinzuzufügen ist, dass der letzte Abschnitt des Enddarmes, als Cloake, auch zu dem Urogenitalsystem in Beziehung tritt, dessen Ausführungsgänge er aufnimmt. Es gehören ferner hierher die Leber und das Pankreas, als Drüsen des Mitteldarmes, die durch ihre bedeutende Grössenentwickelung eine selbständigere Bedeutung erlangt haben, sowie, ihrer topographischen Beziehungen halber, die Milz.

Hypochorda.

An dieser Stelle sei kurz auf die Hypochorda (Subchorda, subchordaler Strang) hingewiesen, als auf ein Organ räthselhafter Bedeutung, das embryonal seine Entstehung aus der dorsalen Wand des Darmrohres nimmt, dann aber wieder zu Grunde geht, ohne, wie es scheint, sich am Aufbau irgend eines bleibenden Organes zu betheiligen. Bei den Anuren überhaupt hat Goette (1869, für Bombinator; in modificirter Form 1875) die Hypochorda zuerst kennen gelehrt; 1895 wurde sie von Stöhr für *Rana temporaria* genau verfolgt. Sie entsteht hier (bei 3,2 mm langen Embryonen sichtbar) als eine pigmentirte Leiste der dorsalen Darmwand, und zwar in zwei Abschnitten, als Rumpfhypochorda und Kopfhypochorda. Letztere schwindet bald wieder. Die Rumpfhypochorda schnürt sich vom Darm ab, bleibt jedoch anfangs noch durch eine Anzahl Brücken mit ihm in Verbindung, die anfangs auch segmental angeordnet erscheinen. Mit dem Auftreten von Hohlräumen in der Rumpfhypochorda ist der Höhepunkt der Entwickelung erreicht; die Verbindungsbrücken schnüren sich von der Darmwand ab, und das Organ bildet sich zurück, ohne dass Elemente von ihm sich am Aufbau bleibender Organe betheiligen. Der letztere Punkt, d. h. die totale Degeneration der Hypochorda, wird auch von anderen Seiten bestätigt (Field; Bergfeldt, für Alytes), doch ist auch an eine Beziehung der Hypochorda zur Herkunft des perichordalen Gewebes gedacht worden. Von einem segmentalen Charakter des Organes war bei anderen Anuren nichts zu erkennen. Eine Hypothese über die phylogenetische Bedeutung der Hypochorda gab Klaatsch (1897: „Die Hypochorda ist ein gemeinsamer, von den Vorfahren her ererbter Besitz der höheren Wirbelthiere. Sie ist das Rudiment eines bei Amphioxus noch in Function stehenden Organes, der Epibranchialrinne").

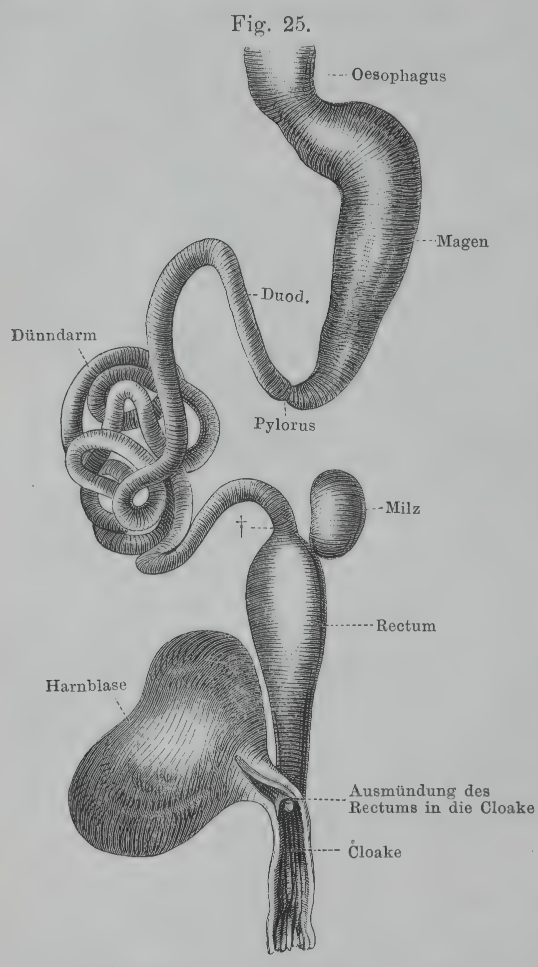
I. Der Rumpfdarm (*Tubus digestorius*).

I. Der Rumpfdarm.

Hinter der Mundrachenhöhle beginnt der Theil des Darmrohres, der ohne nähere Beziehungen zu Theilen des Skeletes bleibt, dagegen wenigstens in dem bei Weitem grössten Theil seiner Länge die Pleuroperitonealhöhle durchsetzt und somit eine mehr oder minder vollständige, aber freilich nicht immer eng anliegende Umhüllung von dem Pleuroperitoneum erhält. Sein erster, als Vorderdarm zu bezeichnender Abschnitt erfährt noch eine Zerlegung in zwei scharf von einander begrenzte Theile, den Oesophagus (Schlund, Speiseröhre) und den Magen, von denen der Oesophagus in erster Linie, wenn auch nicht ausschliesslich, ein Zuleitungsrohr für die Nahrung, der Magen den hauptsächlichsten verdauenden Abschnitt des Darmrohres

darstellt. Für den Oesophagus ist daneben noch eine verdauende Fähigkeit nachgewiesen; dem Magen dürfte noch eine gewisse mechanische Rolle, zur Zerkleinerung der in toto verschluckten Objecte, zu vindiciren sein. Der Mitteldarm oder Dünndarm bildet vor Allem den resorbirenden Abschnitt des Darmrohres, in dem aber unter dem Einflusse des Darmsaftes, dem sich die Secrete der grossen Mitteldarmdrüsen, des Pankreas und der Leber, zugesellen, auch ausgedehnte verdauende Processe vor sich gehen. Der Enddarm schliesslich leitet vor Allem die Nahrungsreste aus dem Körper heraus, doch scheint ihm auch beim Frosch noch eine resorbirende Fähigkeit zuzukommen. Sein Endabschnitt nimmt als Cloake die Ausführungsgänge der Harn- und Geschlechtsorgane auf und entwickelt von seiner ventralen Wand aus als besonderes Organ die Harnblase, die, ohne in directer Communication mit den Harnleitern zu stehen, doch ein Harnreservoir repräsentirt. Der Harn muss, um in dieses zu gelangen, die Cloake passiren.

Fig. 25.



† Einmündung des Dünndarmes in das Rectum.
Tractus intestinalis von Plana esculenta. (Aus der ersten Auflage; Zeichnung von Wiedersheim.)

Was die Längenverhältnisse der einzelnen Abschnitte des Darmrohres anlangt, so seien aus einer Anzahl von Messungen einige herausgegriffen.

I. *Rana esculenta* von 8 cm Rumpflänge (Schnauzenspitze bis zum hinteren Rumpfende).

Kopfdarm	30 mm	
Oesophagus	19 mm	Rumpfdarm: 211 mm
Magen	37 mm	
Dünndarm	130 mm	
Enddarm	25 mm	

II. *Rana esculenta* von 8,5 cm Rumpflänge.

Kopfdarm	28 mm	
Oesophagus	20 mm	Rumpfdarm: 279 mm
Magen	44 mm	
Dünndarm	180 mm	
Enddarm	35 mm	

III. *Rana fusca* von 7,5 cm Rumpflänge.

Kopfdarm	23 mm	
Oesophagus	13 mm	Rumpfdarm: 161 mm
Magen	23 mm	
Dünndarm	95 mm	
Enddarm	30 mm	

IV. *Rana fusca* von 7 cm Rumpflänge.

Kopfdarm	21 mm	
Oesophagus	12 mm	Rumpfdarm: 140 mm
Magen	23 mm	
Dünndarm	80 mm	
Enddarm	25 mm	

Hierin ist als „Kopfdarm“ die Entfernung von der Kieferspitze bis zum hinteren Ende des *Aditus laryngis*, und als „Oesophagus“ die Entfernung von hier bis zum Anfang des Magens gegeben. Der Magen wurde über die grosse Curvatur mit dem Faden gemessen. Das auffallendste Ergebniss dieser Messungen ist die geringe Länge des Darmes bei *Rana fusca*. Namentlich am Mitteldarm ist der Unterschied sehr frappant; der Mitteldarm von *Rana fusca* ist im Gegensatz zu *Rana esculenta* stets nur in ganz wenige Schlingen gelegt, und es kann dieses Moment geradezu als charakteristisches Unterscheidungsmerkmal zwischen *Rana esculenta* und *Rana fusca* aufgeführt werden. Es steht in einem Einklang mit der grösseren Kraft und vitalen Energie der *Rana esculenta* einerseits und dem

schwächlicheren Habitus der *Rana fusca* andererseits. *Rana arvalis* konnte ich zur Zeit auf dieses Merkmal nicht untersuchen. In einem Falle fand ich die Mitteldarmlänge bei *Rana fusca* sogar geringer als die Rumpflänge. Die oben angeführten Messungen ergeben als Verhältniss der Rumpflänge zur Länge des Dünndarmes: bei *Rana esculenta* ca. 1 : 1,9; bei *Rana fusca* nur 1 : 1,02.

1. Der Vorderdarm.
a) Die Speiseröhre.

1. Der Vorderdarm.

a) Die Speiseröhre (Oesophagus).

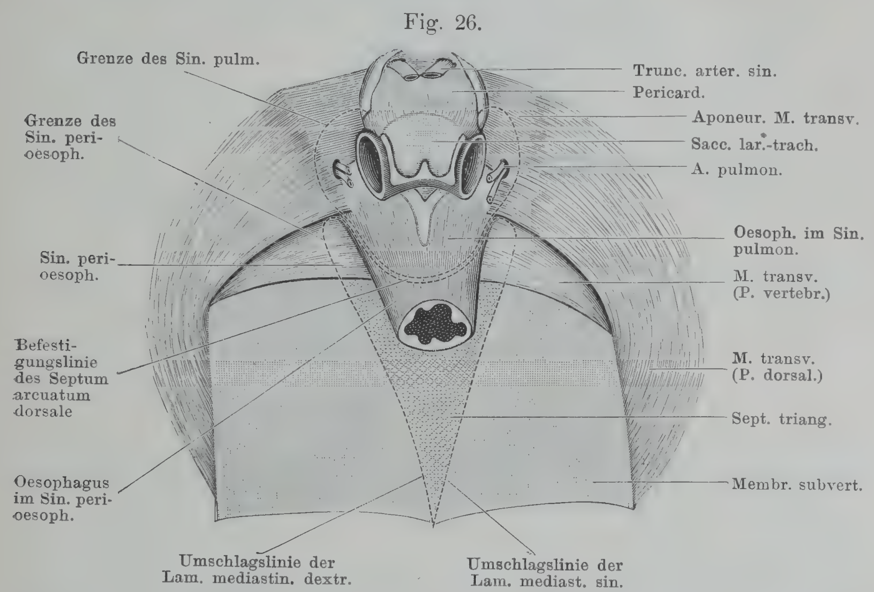
Die Speiseröhre stellt einen kurzen Abschnitt des Darmrohres dar, der die Verbindung des Rachens mit dem Magen vermittelt. Ausser der sich daraus ergebenden Aufgabe, die Speisen dem Magen zuzuleiten, erlangt jener Abschnitt beim Frosch noch eine höhere Function, indem seine Drüsen Pepsin produciren, das mit den Bissen in den Magen gelangt und hier mit dem von den Magendrüsen selbst gelieferten Secret zur Wirksamkeit kommt.

An den Rachen schliesst sich der Oesophagus ohne scharfe Grenze an, dagegen ist er gegen den Magen meist (wenn auch nicht immer) deutlich durch eine Einschnürung abgesetzt. Schon der hintere Abschnitt der Mundrachenhöhle verjüngt sich trichterförmig, um hinter dem *Aditus laryngis*, der selbst noch im hinteren Gebiet des Rachens liegt, in einen Abschnitt des Darmrohres überzugehen, der durch die circuläre glatte Musculatur seiner Wandung einer ringförmigen Zusammenziehung bis zum völligen Verschluss des Lumens fähig ist. Dieser Abschnitt bildet eben den Oesophagus; er besitzt eine Länge von ca. 2 cm, bei *Rana esculenta* von ca. 8,5 cm Rumpflänge. Wenn auch dem Gesagten zu Folge eine scharf markirte vordere Grenze nicht vorhanden ist, so kann doch, etwas ungenau, das hintere Ende des *Aditus laryngis* als solche genommen werden; hinter diesem zieht sich beim lebenden Thiere das Darmrohr sehr rasch von allen Seiten her zum cylindrischen Rohre zusammen. Im Gegensatz zu ihm ist der Kopfdarm einer allseitig gleichmässigen Verengerung nicht fähig. Mit dem hinteren Rande des *M. petrohyoideus posterior* schliesst der unter der Herrschaft der Zungenbeinmuskeln stehende Darmtheil ab.

Mit dem Laryngotrachealsack und dem Pericardium zusammen bildet der Oesophagus den vorderen, mittleren Abschluss der Leibeshöhle, die er unmittelbar hinter dem *Aditus laryngis* betritt. Da der *M. transversus abdominis*, der den vorderen seitlichen Abschluss der-

selben bildet, an den dorsalen und lateralen Umfang des Oesophagus in schräger (von hinten dorsal nach vorn und ventralwärts verlaufender) Ansatzlinie ausstrahlt, so schiebt sich die Leibeshöhle am ventralen Umfang des Oesophagus weiter cranialwärts vor, als am dorsalen Umfang. Auf diese Weise werden zwei Abschnitte des Oesophagusrohres unterscheidbar, ein vorderer, der nur mit seinem ventralen Umfang, und ein hinterer, der allseitig in die Leibeshöhle blickt. Der vordere Abschnitt des Oesophagus ist kurz; er liegt noch in der Mittellinie und wird in seiner Lage fixirt durch die *Spina oesophagea* des Cricotrachealknorpels, die sich auf seinen ventralen Umfang vorschiebt und mit diesem fest verbunden ist. Die Dorsalfläche dieses

Fig. 26.

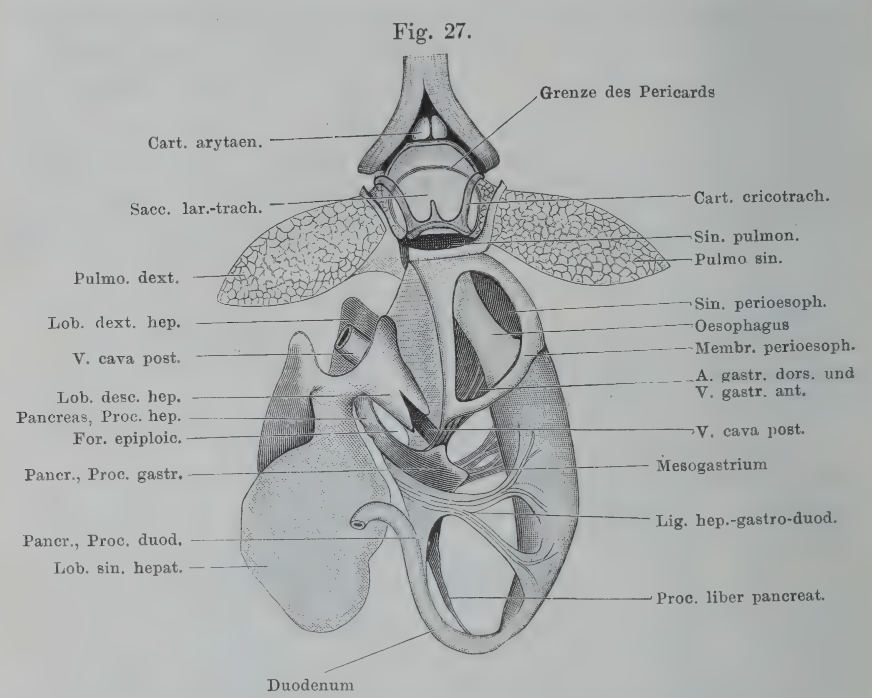


Anfangstheil des Oesophagus und Beziehungen desselben zum Sinus pulmonalis und Sinus perioesophageus. Von der Ventralfläche. Beide Lungen sind dicht an der Wurzel abgeschnitten; vom Pericard ist nur der vordere Theil der dorsalen Wand erhalten und nach vorn zurückgelegt, um das Verhalten der Aponeurose des M. transversus zum Oesophagus, dem Laryngotrachealsacke und dem Pericard zu zeigen. Grenzen des Sinus pulmonalis und Sinus perioesophageus sind punktirt, das Septum triangulare ist schraffirt.

Anfangsabschnittes blickt, soweit nicht die Fasern des *M. transversus* auf sie ausstrahlen, in den vordersten Theil des *Sinus subvertebralis*; die starke Entwickelung der Gefässe lässt diese Fläche in blutgefülltem Zustande sehr stark injicirt, in blutleerem Zustande schwärzlich, wegen der Pigmentzellen der Blutgefässwandungen, erscheinen. Die Ventralfläche des Anfangsabschnittes des Oesophagus wird noch eine Strecke weit von dem Laryngotrachealsack und den Anfangstheilen beider

Lungen überlagert und blickt im Uebrigen in den *Sinus lymphaticus pulmonalis*, der sich zwischen dem Oesophagus einerseits und dem Laryngotrachealsack, den Anfangstheilen der Lungen und dem *Sinus venosus cordis* andererseits ausbreitet. Der *Sinus pulmonalis* ist ein

Fig. 27.



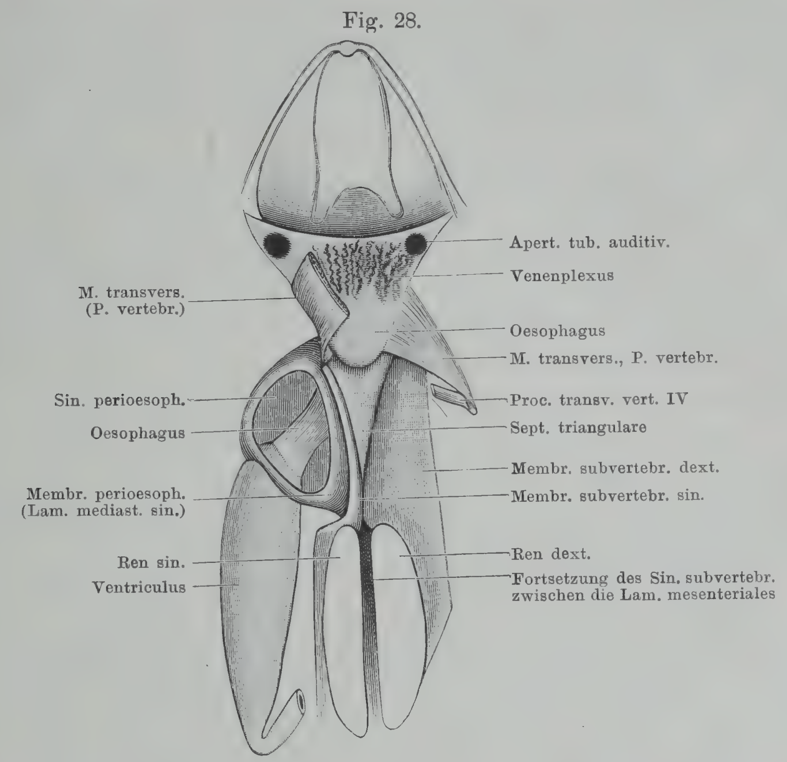
Oesophagus, Sinus perioesophageus, Sinus pulmonalis; Leber und Pankreas nebst ihren Verbindungen mit dem Magen; von der Ventralseite. Herz und Herzbeutel sind entfernt, die Leber ist nach rechts herübergelegt.

subseröser Sinus; es liegt also auch der Anfangsabschnitt des Oesophagus wenigstens mit seinem ventralen Umfange im Bereiche des Pleuroperitoneums, wenn er auch durch den Sinus von diesem getrennt wird. Zahlreiche Fäden durchsetzen den Sinus.

Hinter der hinteren Spitze der *Spina oesophagea* des Cricotrachealknorpels weicht der Oesophagus nach links hin ab und tritt in den linken *Recessus anterior* der Pleuroperitonealhöhle. Aber auch in diesem liegt ihm der Theil des Pleuroperitoneums, der ihn umgiebt, nicht eng an, sondern wird von ihm durch den grossen *Sinus perioesophageus* getrennt, der bis auf den Anfang des Magens reicht. Der Oesophagus durchsetzt den Sinus in allseitig freiem Verlaufe; an seinen Endabschnitt treten die Aeste der *A. gastrica dorsalis*, die von Aesten der *V. gastrica anterior* begleitet werden, frei durch den

Sinus von hinten und medial heran. Auch auf der Grenze zwischen dem *Sinus pulmonalis* und dem *Sinus perioesophageus* kommt das Pleuroperitoneum nicht zur unmittelbaren Anlagerung an die Oeso-

Fig. 28.



Oesophagus und Sinus perioesophageus von der Dorsalseite. Der Sinus perioesophageus ist aufgeblasen und breit eröffnet. Die linke Membrana subvertebralis ist dicht neben dem Septum triangulare und neben der linken Niere durchschnitten, und ihr lateraler Theil entfernt.

phaguswandung, sondern wird mit ihr durch eine dünne Membran verbunden, die als *Septum arcuatum dorsale* die beiden Sinus von einander trennt (s. u.).

Die Wandung des Oesophagus ist dünn und ausserordentlich dehnbar; dadurch von der viel dickeren und festeren Magenwandung unterschieden. Bei contrahirter Wandung ist der Oesophagus ein in der Hauptsache gleichmässig calibrirtes Rohr, von etwas geringerem Durchmesser als der Magen, das sich vorn, am Uebergang in die Mundrachenhöhle, trichterförmig verbreitert. Die Schleimhaut ist alsdann in einige grobe Längsfalten gelegt, die schon im hinteren Abschnitt der Mundrachenhöhle beginnen und hier gegen den Oesophaguseingang von allen Seiten her zusammenstrahlen. Sie setzen sich con-

tinuirlich in den Magen fort. In Folge der Dehnbarkeit der Wandung ist aber das Oesophagusrohr einer sehr bedeutenden Erweiterung fähig. Die Längsfalten verstreichen alsdann schliesslich vollständig, die Wand des Rohres erscheint sehr dünn, und dieses selbst noch wie ein Theil der Mundrachenhöhle. Geringere Grade von Erweiterung des Rohres trifft man an dem getödteten Thiere sehr häufig; nicht selten ist der Durchmesser des Oesophagus grösser als der des Magens. Bei erschlafftem Oesophagusrohr kann die äusserliche Grenzbestimmung gegen den Magen Schwierigkeiten machen. Das Verhalten der Schleimhaut lässt aber dann meist deutlich die Grenze erkennen. Die Schleimhaut des Oesophagus sieht weiss aus, ihr schleimiges Secret reagirt alkalisch. In der gedehnten Wandung sind die Drüsen als dunklere Plaques schon makroskopisch gut erkennbar; hinter dem *Aditus laryngis* mehr verstreut stehend, bilden sie im unteren Abschnitt des Oesophagus ein dichtes, zusammenhängendes Lager.

Die Erweiterung des Oesophaguseinganges kann intra vitam willkürlich und rasch erfolgen durch Contraction des *M. transversus abdominis* (beim Schluckacte); die Wandung des Oesophagus enthält aber im Uebrigen keine eigenen quergestreiften Muskelfasern.

Mit der starken Ausdehnbarkeit des Oesophagus, die bei dem Herabschlucken grösserer Objecte (z. B. grosser Käfer, die ja, wie alle Nahrung, unzerkleinert geschluckt werden) von Wichtigkeit wird, steht wohl (Rusconi) der Umstand in Verbindung, dass der Oesophagus innerhalb der Pleuroperitonealhöhle von dem Pleuroperitoneum selbst durch den grossen *Sinus perioesophageus* getrennt wird.

Sehr häufig wird die Länge des Oesophagus auf nur wenige Millimeter angegeben. Dabei dürften Irrthümer in der Annahme der vorderen Grenze vorgekommen sein. Dass eine scharfe vordere Grenze nicht vorhanden ist, wurde schon bemerkt; wenigstens makroskopisch geht die Schleimhaut des *Cavum oropharyngeale* ohne Grenze in die des Oesophagus über. Dagegen sind mikroskopisch in dem Auftreten der glatten Musculatur und der *Glandulae oesophageae* Kennzeichen des Oesophagus gegeben. Sie beginnen kurz hinter dem *Aditus laryngis*, der somit als vordere Grenzmarke betrachtet werden kann. Dann aber ist das Oesophagusrohr gar nicht so kurz, sondern besitzt, wie gesagt, eine Länge bis 2 cm.

Bau der Oesophaguswandung.

Bau der Oesophaguswandung.

Von innen nach aussen sind an der Oesophaguswandung zu unterscheiden: 1. *Tunica mucosa*, 2. *Tunica muscularis*, 3. *Tunica fibrosa*. Aussen von der letzteren folgen dann die Lymphräume.

1. *Tunica mucosa.*

Es wurde schon bemerkt, dass die Schleimhaut des Oesophagus bei contrahirter Wandung in einigen wenigen dicken Längsfalten erhoben ist, die conti-

nuirlich in Längsfalten der Mundrachenhöhle und des Magens übergehen. Auf den groben Wülsten finden sich kleinere longitudinale Fältchen. Von der Schleimhaut der Mundrachenhöhle unterscheidet sich die des Oesophagus makroskopisch nicht, dagegen ist die Grenze gegen den Magen gewöhnlich dadurch gut erkennbar, dass die Oesophagusschleimhaut weiss, die Magenschleimhaut gelbröthlich aussieht. Die Schleimhaut ist mit einer meist dicken Schicht schleimigen Secretes bedeckt, das alkalisch reagirt, im Gegensatz zu dem sauer reagirenden Magensecret.

An der Schleimhaut sind zu unterscheiden das Epithel und das *Stratum proprium*, welch' letzterem die Drüsen, *Glandulae oesophageae*, eingelagert sind.

Das Epithel besteht aus einer einfachen Schicht von Becherzellen und conischen Flimmerzellen, von denen die ersteren von vorn nach hinten an Zahl zunehmen, so dass schliesslich nur noch verstreute Flimmerzellen vorhanden sind. Beide Zellarten besitzen lang ausgezogene basale Enden, zwischen denen kleinere polymorphe Zellen, „Ersatzzellen", liegen. Nach Sacerdotti sind unter diesen Elementen schon zwei Arten, „helle" und „schleimhaltige", zu unterscheiden, welche beide Mitosen zeigen können. Aus Theilung der hellen Elemente gehen die Flimmerzellen, aus der der schleimhaltigen die Becherzellen hervor. Das würde für die specifische Natur beider Elemente sprechen. Die in der Tiefe neu entstehenden Zellen rücken später an die Oberfläche.

Das *Stratum proprium* der Schleimhaut ist sehr kräftig und besteht aus dichtem, geformtem Bindegewebe. Die äusseren, an die Muscularis angrenzenden Lagen sind lockerer gewebt. Die Drüsen, die in das *Stratum proprium* eingelagert sind, werden allseitig von diesem umgeben, ohne dass es zur Bildung einer besonderen Abgrenzungsmembran kommt. Da die Ausführungsgänge der Drüsen lang sind, so breitet sich das *Stratum proprium* auch zwischen den Drüsenpacketen und dem Epithel aus. Eine *Muscularis mucosae* ist fast in der ganzen Ausdehnung des Oesophagus nicht vorhanden; erst unmittelbar über dem Magen treten vereinzelte Züge glatter Musculatur, längs verlaufend, auf, und zwar unmittelbar unter (d. h. aussen von) den Drüsenpacketen gelagert, so dass aussen von ihnen noch eine nicht unbeträchtliche Schicht dichteren Bindegewebes bleibt, die dann erst in das mehr lockere, an die Muscularis angrenzende, übergeht. Wird also die Lage der *Muscularis mucosae* als Grenze zwischen der Mucosa und Submucosa aufgefasst, so darf die erwähnte lockere Schicht nicht oder doch nicht allein als Submucosa bezeichnet werden. (Auch im Magen wird die Submucosa zum grossen Theil durch sehr kräftiges Gewebe repräsentirt.)

In dem *Stratum proprium* finden sich zahlreiche Durchschnitte von Gefässen. Ebenso findet sich hier ein Nervengeflecht (s. u.).

Glandulae oesophageae.

Die Oesophagusdrüsen, in der gedehnten Schleimhaut schon mit blossem Auge erkennbar, beginnen direct hinter dem *Aditus laryngis*, stehen aber anfangs noch verstreut, und bilden erst im weiteren Verlaufe des Rohres eine zusammenhängende Lage. Sie sind gebaut nach dem Typus zusammengesetzt-tubulöser Drüsen, d. h. in einen Hauptausführungsgang münden eine Anzahl (bei den grösseren Drüsen ca. 15; Nussbaum, Partsch) von Schläuchen ein, die sich ihrerseits wieder verästeln. Die Grösse der Drüsen wechselt; am Anfang des Oesophagus klein, nehmen sie rasch an Grösse zu, um gegen den Magen hin wieder kleiner zu werden. Die Drüsen des hintersten Oesophagusabschnittes sind auch einfacher gebaut, nicht so reich verästelt. Die Ausführungsgänge steigen in schräger Richtung, die Schleimhaut durchsetzend, zur Oberfläche auf;

sie sind lang, an den vorderen Drüsen noch länger als an den hinteren. Auf diese Weise kommen die vorderen Drüsen etwa in die Mitte des *Stratum proprium*, zwischen Epithel und *Tunica muscularis* zu liegen, die hinteren mehr in subepitheliale Lagerung. Alle aber werden allseitig von dem *Stratum proprium* der Schleimhaut umgeben, das sich auch zwischen dem Epithel und den Drüsenkörpern ausbreitet, und zwischen die Drüsenschläuche eindringt. Zur Bildung einer besonderen Umhüllungskapsel der Drüse kommt es nicht. Das zwischen die Drüsenschläuche eindringende Bindegewebe ist reichlich, so dass diese selbst durch grössere Zwischenräume getrennt werden und, da ihre Verästelung nicht sehr complicirt ist, der Bau der Drüse relativ leicht erkennbar ist. Die Ausführungsgänge sind mit einem niedrigen Cylinderepithel ausgekleidet; hin und wieder fand Langley (bei *Rana temporaria*) auch vereinzelte Flimmerzellen in ihnen.

Die Drüsenschläuche sind mit einer *Membrana propria* umgeben, der eine Schicht cylindrischer Zellen aufsitzt. Unter diesen finden sich „Schleimzellen“, die in sehr kleiner Zahl auch in den Enderweiterungen der Ausführungsgänge vorkommen (Langley; für *Rana temporaria*). Die eigentlich secernirenden Zellen, die die Hauptmasse der Drüsenzellen ausmachen, sind cylindrisch oder conisch und kleiner als die Zellen der Magendrüsen. In ihrem Protoplasma kommen, zu verschiedenen Zeiten in verschiedener Menge, gröbere Körner, Granula, zur Beobachtung, die sich in Ueberosmiumsäure bräunen, in starker Kalilauge, sowie in 0,4 proc. Salzsäure löslich sind, und als Fermentgranula betrachtet werden, d. h. als Körper, die zur Bildung des Fermentes (Pepsin) in dem Secrete in Beziehung stehen. Ueber das Verhalten der Granula in den verschiedenen Phasen des Hungerzustandes und nach der Fütterung sind die ausführlichen Untersuchungen von Nussbaum, Partsch, Langley zu vergleichen (zusammengestellt bei Oppel).

Das Secret der Oesophagealdrüsen des Frosches enthält, wie H. v. Swieçicki 1876 nachwies, Pepsin. Diese Thatsache ist seitdem für *Rana esculenta*, wie für *Rana fusca* wiederholt bestätigt; Nussbaum constatirte dazu durch Versuche, dass das Oesophagussecret, weil alkalisch reagirend, erst im Magen, d. h. nach Säurezusatz, zur Wirksamkeit gelangt. Die Schleimmassen des Secretes, die die Oesophagusschleimhaut schlüpfrig erhalten, entstammen den Becherzellen der Schleimhautoberfläche.

2. *Tunica muscularis.*

Die Muskelhaut des Oesophagus beim Frosche besteht nur aus glatten Muskelzellen, die in zwei Schichten, einer inneren circulären und einer äusseren longitudinalen, angeordnet sind. Beide Schichten sind dünn, die äussere longitudinale ist noch dünner als die innere circuläre. Am schwächsten sind beide Schichten im vordersten Theil des Oesophagus; gegen den Magen hin nehmen sie etwas an Dicke zu. Sie setzen sich beide auf den Anfangstheil des Magens fort.

3. *Tunica fibrosa.*

Aussen von der Muskelhaut liegt noch eine sehr dünne Bindegewebslage, die, im Bereiche der Lymphsinus, in die der Oesophagus blickt, mit Endothel bekleidet ist. Im Bereiche des *Sinus perioesophagus* ist diese Schicht als Subserosa aufzufassen.

Nerven des Oesophagus.

Nerven des Oesophagus.

Am Oesophagus verbreiten sich Aeste des *N. vagus* und solche des *Sympathicus.* Vom Vagus jeder Seite sind es zwei kräftige Aeste, der *R. oesophageus et gastricus superior* und der *R. oesophageus et gastricus*

inferior (Theil II, S. 155), die in Frage kommen; die Zweige des Sympathicus gehen aus dem *Plexus coeliacus* s. *solaris* hervor und begleiten die *A. gastrica dorsalis.* (Inwieweit in den Vagusästen, die zum Oesophagus gelangen, sympathische Fasern in Betracht kommen, lässt sich noch nicht sagen; dass überhaupt im Vagus und seinen Aesten sympathische Elemente, und zwar Fasern wie Ganglienzellen sich finden, ist bekannt; s. Theil II, S. 226.) Physiologisch ist der Einfluss des Nervensystems auf den Oesophagus des Frosches wiederholt geprüft worden (zuerst von Goltz 1872), am gründlichsten wohl in den schönen Untersuchungen von E. Steinach, auf die schon im zweiten Theil (S. 217, 224) hingewiesen wurde. Danach führt der Vagus nicht nur erregende, sondern auch hemmende Fasern zum Oesophagus; die Hemmungswirkung wird von der *Medulla oblongata* aus unterhalten und durch die *Nn. vagi* auf den Oesophagus übertragen. Ausser den *Nn. vagi* üben die vorderen Spinalnerven (unter Vermittelung des Sympathicus) einen Einfluss auf den Oesophagus aus. Waters fand bei Reizung des Stammes des *N. spinalis IV*, central vom Abgang des *R. communicans*, Peristaltik des Oesophagus bis zur Cardia und Gefässcontraction im Gebiete des Oesophagus; Steinach stellte fest, dass der *N. spinalis III* und *N. spinalis IV* Erregungsfasern für die Oesophagusmusculatur führen. Und zwar stammen diese nicht aus den ventralen, sondern aus den dorsalen Wurzeln der Nerven, während die ventralen Wurzeln ohne Einfluss auf die Darmbewegungen sind. Die dorsale Wurzel des dritten Spinalnerven versorgt den mittleren, die des vierten Spinalnerven den hinteren Abschnitt des Oesophagus (Steinach).

Das feinere Verhalten der Nerven in der Schleimhaut des Oesophagus ist ebenfalls mehrfach, zuletzt wohl von Smirnow, untersucht worden. Der Schilderung von Gonjaew zu Folge liegen in den tiefen Schichten des Froschoesophagus Nervenstämmchen, die zum Theil aus blassen, zum Theil aus markhaltigen Nervenfasern bestehen. Im Verlaufe dieser Stämmchen sind Nervenzellen (sympathische Zellen mit Spiralfasern) eingeschaltet. Aus diesen Nervenstämmchen entspringen Bündel von Nervenfasern, die theils selbständig, theils mit Gefässen zur Schleimhautoberfläche ziehen. Auf diesem Wege verlieren die Nervenfasern ihre Myelinscheide, theilen sich vielfach und anastomosiren unter einander, so dass in den oberflächlichen Schleimhautschichten ein zartes Netz von Fasern entsteht, aus dem feine Fasern gegen das Epithel ausstrahlen. Ihre Endigungen werden unten besprochen werden. Ausser dem Netz von Nervenfasern, die zum Epithel dringen, gehen gesonderte, markhaltige Nervenfasern zu den Drüsen. Diese Fasern theilen sich gewöhnlich erst in der Nähe der Drüsen, verlieren gleichzeitig ihre Myelinscheide und bilden ein zartes Netz von Nervenfasern, die die einzelnen Drüsen umspinnen und zwischen die Tubuli eindringen. Dass ein Nervenfäserchen die *Membrana propria* durchdringt, hat Gonjaew nie beobachtet, wohl aber bilden die Fasern durch Anastomosen ein weitmaschiges Terminalnetz. Ein Theil der in die Drüse eindringenden Fasern ist für die Blutgefässe der Drüse bestimmt. Auch zu den Gefässen des Oesophagus hat Gonjaew die Nerven verfolgt. Sie bilden in den kleinen Arterien ein doppeltes, die Gefässwand durchsetzendes Geflecht: 1. ein oberflächlich in der Adventitia gelegenes, und 2. ein tiefes, auf und zwischen den Muskelspindeln gelegenes Netz. Beide Netze, aus kernhaltigen, blassen Fasern bestehend, anastomosiren mit einander. Auch hier fand Gonjaew keine freien Endigungen, sondern ein Terminalnetz. In den kleinen Venen ist nur ein einfaches Nervenendnetz zu constatiren.

Die zum Epithel aufsteigenden, marklos gewordenen Fasern hat Smirnow

weiter verfolgt. Nach diesem dringen sie in das Epithel ein, verlaufen entweder gerade oder mehr oder weniger gewunden zwischen den Epithelzellen, theilen sich in ihrem Verlauf häufig mehrfach und umspinnen als feinste varicöse Fäden sowohl die Flimmerzellen als die Becher, um an dem Niveau des Flimmeransatzes oder des Becherporus frei zu endigen. Die Nervenenden sind verschieden gestaltet, zugespitzt, knopfförmig verdickt, oder endlich blattförmig verbreitert. Um die Becherzellen bilden die Nervenfäden, in dem pericellulären Raum sich schlängelnd und sich überkreuzend, ein pericelluläres Flechtwerk.

Blutgefässe des Oesophagus.

Blutgefässe des Oesophagus.

Die Arterien des Oesophagus stammen von verschiedenen Stämmen. Kräftige *Rr. oesophagei* (*anterior* und *posterior*) gehen von der *A. laryngea* jeder Seite aus zum Oesophagus, hauptsächlich zum ventralen Umfang; dazu kommt jederseits eine *A. oesophagea*, die direct aus der Aorta entspringt und zum dorsalen Umfang der Speiseröhre geht, schliesslich die unpaare *A. gastrica dorsalis*, die der *A. coeliaca* entstammt und mit ihrem vordersten Aste vor Allem den hinteren Abschnitt des Oesophagus versorgt. Er tritt von innen und hinten her in den *Sinus perioesophageus* und innerhalb desselben zu dem Oesophagus (s. *Sinus perioesophageus*).

Die Venen gehören ebenfalls verschiedenen Gebieten an. Ein Theil strebt nach vorn und verbindet sich mit der *V. pharyngea* (Wurzelast der *V. jugularis externa*) und der *V. palatina medialis* (Wurzelast der *V. jugularis interna*); aus dem hinteren Abschnitt des Rohres geht dagegen die *V. gastrica anterior* hervor, die zu den Wurzelästen der *V. portae* gehört.

Innerhalb der Schleimhaut liegen die grösseren Gefässstämme in dem Bindegewebe zwischen den Drüsen und der *Tunica muscularis*. Von hier aus steigen kleinere Verzweigungen direct in dem Bindegewebe zwischen den einzelnen Drüsen zum Epithel auf und lösen sich unter diesem in ein sehr engmaschiges Capillarnetz auf. Andere Gefässzweige gehen von den erwähnten grösseren Stämmen zu Drüsenknäueln und umspinnen, den kleineren bindegewebigen Septis folgend, die einzelnen Drüsenschläuche (Partsch). Auch an den Capillaren des Oesophagus haben Langer und Schoebl die auf S. 20 erwähnten blinden, gegen das Epithel vorspringenden Divertikel gefunden.

Lymphgefässe des Oesophagus.

Lymphgefässe des Oesophagus.

Ueber das Verhalten der feineren Lymphwege innerhalb der Schleimhaut des Oesophagus bei Rana sind mir specielle Angaben nicht bekannt; auch Oppel erwähnt keine diesbezüglichen Untersuchungen. Als Sammelbecken für die Lymphe kommen die grossen Lymphräume in der Umgebung des Oesophagus, vor Allem der *Sinus perioesophageus*, in Betracht.

Die grossen Lpmphräume in der Umgebung des Oesophagus.

Die grossen Lymphräume in der Umgebung des Oesophagus.

Der Oesophagus ist fast allseitig von grossen Lymphräumen umgeben. Sein vorderer Abschnitt blickt mit der dorsalen Wand in den *Sinus subvertebralis*, mit der ventralen in den *Sinus pulmonalis*; der hintere Abschnitt blickt allseitig in den *Sinus perioesophageus*. Die Schilderung dieser Lymphräume, die im II. Theil gegeben wurde, soll hier in Bezug auf den *Sinus pulmonalis* und den *Sinus perioesophageus* noch ergänzt und vervollständigt werden.

Sinus pulmonalis.

Sinus pulmonalis.

Wie auf S. 528 des zweiten Theiles angegeben, sind an dem *Sinus pulmonalis* drei Abschnitte zu unterscheiden, von denen die zwei seitlichen ringförmig die Lungenwurzeln umziehen, während der mittlere als queres Verbindungsstück zwischen jenen sich am caudalen Umfang des Laryngotrachealsackes ventral vom Oesophagus von einer Seite zur anderen erstreckt. Der ganze Sinus liegt retroperitoneal, und zwar breitet sich der rechte laterale Theil unter der rechten *Lamina mediastinalis*, der linke laterale und der unpaare Mitteltheil dagegen unter der linken *Lamina mediastinalis* aus. Diese Asymmetrie hängt in erster Linie mit der Linkslagerung des Haupttheiles des Oesophagus zusammen und wird bei der Anatomie des Pleuroperitoneums noch genauer besprochen werden.

Der mittlere Abschnitt des *Sinus pulmonalis* bespült den caudalen Umfang des Laryngotrachealsackes und breitet sich von hier aus an der Dorsalseite, zwischen dem Laryngotrachealsack und dem Oesophagus, cranialwärts aus bis zur Verwachsungslinie beider (am vorderen Umfang des Cricotrachealknorpels), während er sich am ventralen Umfang des Laryngotrachealsackes, zwischen diesem und dem *Sinus venosus cordis* nach vorn erstreckt bis zur Verschmelzung der dorsalen Wand des Pericards mit der ventralen Wand jenes Sackes. Caudalwärts wird der mittlere Sinusabschnitt abgeschlossen durch eine querstehende Scheidewand, die sich von dem ventralen Umfang des Oesophagus zum dorsalen Umfang des *Sinus venosus* und des Pericards herüberspannt, und jederseits nach vorn in die lateralen Begrenzungslinien des Sinus umbiegt. Das Verhalten dieses caudalen Abschlusses des *Sinus pulmonalis* ist nicht ganz leicht anschaulich zu machen und kann erst unter Berücksichtigung des Verlaufes des gesammten Pleuroperitoneums ganz verstanden werden. Es ist die linke *Lamina mediastinalis*, die, nachdem sie, von der dorsalen Leibeshöhlenwand her kommend, am Oesophagus vorbeigezogen ist, sich rechts von der Mittellinie mit der rechten *Lamina mediastinalis* eine kurze Strecke weit vereinigt, worauf dann beide Laminae wieder aus einander weichen, um den *Sinus venosus*, die *V. cava posterior* und den hinteren Theil des Pericardiums zwischen sich zu fassen. Die linke *Lamina mediastinalis* muss somit ventral von dem Oesophagus die Mittellinie nach rechts hin überschreiten, um zur Vereinigung mit der rechten zu gelangen, und dann, nachdem sie sich von dieser wieder getrennt hat, längs der Dorsalwand des *Sinus venosus* wieder nach links hin zurückweichen. Eine Complication ist darin gegeben, dass sowohl am Oesophagus, wie am *Sinus venosus* die Befestigung der linken *Lamina mediastinalis* nicht eine unmittelbare ist, sondern durch je eine dünne Membran bewirkt wird. Diese beiden Septa mögen als *Septum arcuatum dorsale* und *Septum arcuatum ventrale* bezeichnet werden. Das *Septum arcuatum dorsale* zieht über den ventralen Umfang des Oesophagus hinter der *Spina oesophagea* des Cricotrachealknorpels in einem nach hinten convexen Bogen hinweg und tritt, mit seinem lateralen Ende jederseits am Lateralumfang des Oesophagus nach vorn umbiegend, auf die Ventralfläche der *Pars vertebralis* des *M. transversus abdominis* (Fig. 26). Das Septum trennt den *Sinus pulmonalis* von dem *Sinus perioesophageus*; das Pleuroperitoneum haftet an seinem scharfen, ventralwärts gekehrten Rande und tritt von ihm aus lateralwärts auf die Ventralfläche des *M. transversus.* Den grössten Theil der Länge des Randes nimmt die linke *Lamina mediastinalis* ein; nur an einem kurzen Stück rechts haftet die *Lamina mediastinalis dextra.* Von dem lateralen Ende des Septums geht jederseits die Grenzlinie des Pleuroperitoneums auf der *Pars vertebralis*

des *M. transversus* einerseits nach vorn (laterale Grenze des *Sinus pulmonalis*), andererseits nach hinten (laterale Grenze des *Sinus perioesophageus*). — Das *Septum arcuatum ventrale* verhält sich ganz ähnlich wie das dorsale; es zieht im Bogen über die Dorsalfläche des *Sinus venosus* und tritt von diesem aus jederseits auf den lateralen Umfang des Pericardiums, wo es nach vorn umbiegend sich in den Theil des Pleuroperitoneums fortsetzt, der auf der Herzbeutelwand zwischen dem *Sinus sternalis* und dem lateralen Theil des *Sinus pulmonalis* festhaftet (s. Pleuroperitoneum). Das *Septum arcuatum ventrale* selbst trennt den mittleren Theil des *Sinus pulmonalis* von dem *Sinus sternalis*, und zwar von einem ganz dorsal gelegenen Theil dieses Sinus, der dorsal von der *V. cava posterior* sich ausbreitet. Diese dorsale Partie des *Sinus sternalis* wurde auf S. 514 des II. Theiles noch nicht erwähnt, da sie bei *Rana esculenta* allerdings nicht immer sehr deutlich ist. Sie besteht in weiter Ausbildung bei *Rana fusca*, und wird bei den Peritonealbefestigungen der Leber wieder zur Sprache kommen. Auch am scharfen Rande des *Septum arcuatum ventrale* haftet hauptsächlich die *Lamina mediastinalis sinistra*, und nur auf eine kurze Strecke setzt sich auch die rechte *Lamina mediastinalis* an das Septum an. Zwischen den scharfen Rändern beider *Septa arcuata* spannt sich ein schmaler Streifen der linken *Lamina mediastinalis* aus, der den mittleren Abschnitt des *Sinus pulmonalis* caudal begrenzt und unmittelbar von der Pleuroperitonealhöhle trennt. Der Streifen schliesst rechts ab mit der Verwachsungslinie beider *Laminae mediastinales.*

Durch den unpaaren Theil des *Sinus pulmonalis* verlaufen die beiden *Vv. pulmonales*; in ihm vereinigen sie sich zu der unpaaren *V. pulmonalis*, die von hier aus in die dorsale Herzwandung eintritt.

Sehr viel einfacher verhalten sich die beiden lateralen Abschnitte des *Sinus pulmonalis*, die ringförmig die Anfänge der Lungensäcke umziehen. In Folge der Asymmetrie der *Laminae mediastinales* ist das Verhalten rechts einfacher als links. Die Grenzlinie, längs der sich das Pleuroperitoneum im Umkreise der Lungenwurzel von der Unterlage abhebt, beginnt (Fig. 26) am lateralen Ende des *Septum arcuatum dorsale*, zieht von hier aus über die abdominale Fläche der *Pars vertebralis* des *M. transversus* nach vorn, tritt dann auf die Innenfläche des Theiles des *M. transversus*, der die Leibeshöhle vorn kuppelförmig abschliesst, und von hier aus auf den lateralen Umfang des Pericardiums. Auf diesem dorsal- und caudalwärts verlaufend geht sie über in das *Septum arcuatum ventrale.* An diesem erfolgt rechts die Vereiniguug der rechten und linken *Lamina mediastinalis*, wie schon geschildert.

Der laterale Abschnitt des *Sinus pulmonalis* wird jederseits nach vorn, dorsal und ventral durch den *M. transversus abdominis* begrenzt und durch diesen cranialwärts gegen den vorderen Theil des *Sinus sternalis* abgeschlossen. Durch ein lateral in der Aponeurose des *M. transversus* gelegenes Foramen tritt die *A. pulmonalis*, gewöhnlich schon in zwei Aeste gespalten, in den Seitentheil des Sinus ein (s. Fig. 82 auf S. 286 der Gefässlehre). In ihrer Umgebung durchbohren die *Rr. pulmonales* und der *R. cardiacus* des *N. vagus* die Transversusaponeurose, um ebenfalls in den *Sinus pulmonalis* einzutreten. Medialwärts werden die beiden Seitentheile des *Sinus* ventral begrenzt durch das Pericardium; dadurch, dass die Dorsalwand des vorderen Pericardialabschnittes einheitlich ist mit der Ventralwand des *Saccus laryngo-trachealis*, wird der medialen Ausdehnung der beiden Sinushälften am Laryngotrachealsack eine Grenze gesetzt. Dorsal ist durch den Zusammenhang des Laryngotrachealsackes mit dem ventralen Um-

fang des Darmrohres der Ausbreitung der beiden Sinushälften medialwärts eine Schranke geboten.

Communicationen besitzt der *Sinus pulmonalis* vor Allem mit dem *Sinus sternalis* (durch das *Septum arcuatum ventrale*). Auch den *Sinus perioesophageus* konnte ich einmal vom *Sinus pulmonalis* aus aufblasen; es dürften also auch im *Septum arcuatum dorsale* Communicationsöffnungen zwischen beiden Sinus bestehen.

Sinus perioesophageus, Membrana perioesophagea.

Sinus perioesophageus, Membrana perioesophagea.

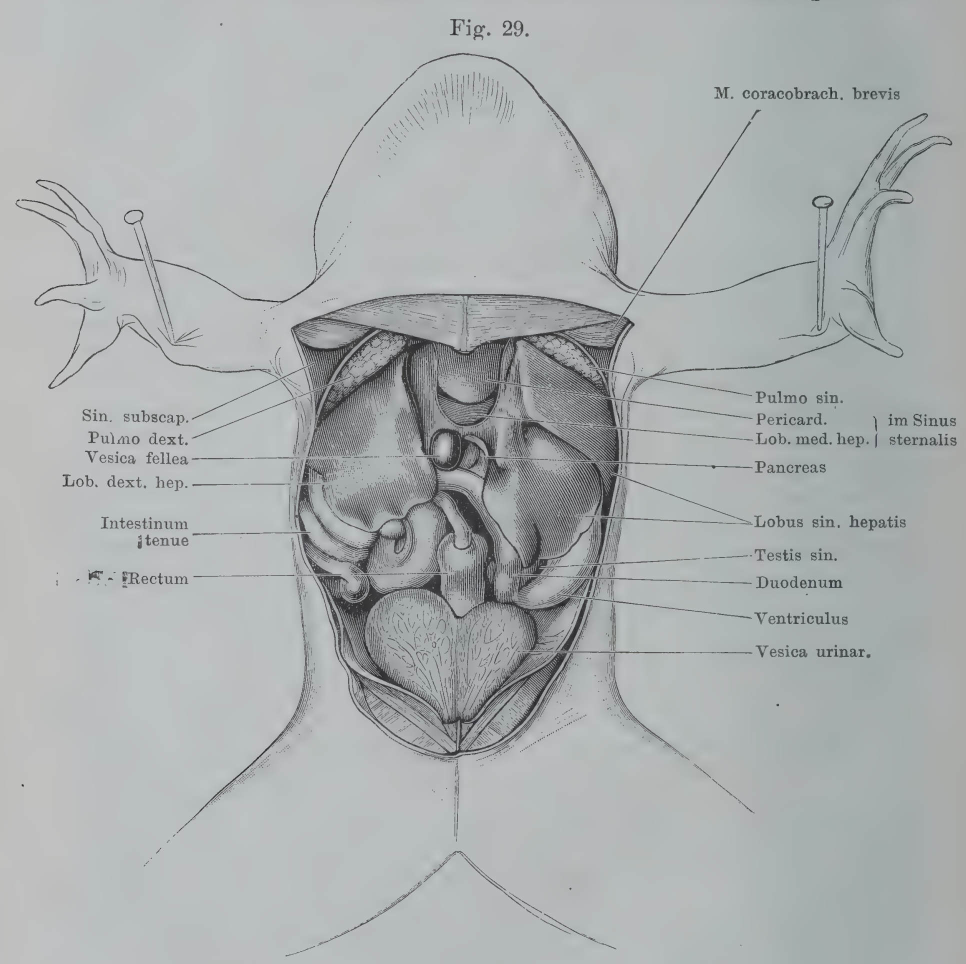
Der Schilderung des *Sinus perioesophageus*, die auf S. 529 des zweiten Theiles gegeben wurde, sind hier noch einige Bemerkungen hinzuzufügen. Die dünne Membran, die den Sinus aussen abschliesst, und die innen gleichmässig von dem Endothel des Sinus überkleidet wird, lässt vier verschiedene Abschnitte unterscheiden: *Septum triangulare*, zwei *Laminae mediastinales* und *Septum arcuatum dorsale*.

Bei Betrachtung von der Dorsalseite ist am deutlichsten das dreieckige Stück, das ich *Septum triangulare* nennen möchte (Fig. 28; aber auch Fig. 26). Es hat die Form eines gleichschenkeligen Dreiecks mit cranialwärts gekehrter Basis und caudalwärts gekehrter Spitze. Die schmale Basis ist am Dorsalumfang des Oesophagus befestigt, über den sie in querem, etwas nach vorn concavem Verlaufe hinwegzieht. Ihre lateralen Enden entsprechen den Hinterrändern der *Partes vertebrales* beider *Mm. transversi* und setzen sich noch eine kurze Strecke weit an diese fort (Fig. 26). Die beiden Schenkel des Dreiecks sind sehr lang; sie bezeichnen die cranio-caudale Ausdehnung des *Sinus perioesophageus*; die caudale Spitze des Septums liegt in kurzer Entfernung vor den Vorderenden der Nieren. Längs der Dreiecksschenkel erfolgt jederseits der Umschlag des Pleuroperitoneums von der dorsalen Wand der Leibeshöhle in die zur ventralen Leibeswand ziehende *Lamina mediastinalis*. Zwischen diesen beiden Laminae läuft das Oesophagusrohr, und die beiden Platten bilden somit zwei weitere Abschnitte der Sinuswand. Zum bei Weitem grössten Theile ist es aber die linke Lamina, die daran betheiligt ist, da das Oesophagusrohr sich nach links hin aus der Mittellinie entfernt hat und damit die linke *Lamina mediastinalis* nach links hin ausbaucht (Figg. 27, 28). Diese, der linken *Lamina mediastinalis* angehörige Partie der Sinuswand ist es in erster Linie, die von früheren Autoren als *Membrana perioesophagealis* (*Membrana sacciformis*, Dekhuyzen) bezeichnet wird. Da es in der That wünschenswerth ist, eine bestimmte Bezeichnung für diesen Abschnitt der linken *Lamina mediastinalis* zu haben, so will ich für sie den Namen *Membrana perioesophagea* beibehalten, der aber natürlich auch für die ganze Sinuswand zutreffend wäre. Seine Beschränkung auf nur einen, und zwar den ausgedehnteren Abschnitt der letzteren, dürfte sich aus praktischen Gesichtspunkten empfehlen. Im Gegensatz zu der linken *Lamina mediastinalis* zieht die rechte Lamina ziemlich genau vertical stehend zur ventralen Leibeswand. Ventral von dem *Sinus perioesophageus* und ebenso unmittelber caudal von ihm sind die beiden *Laminae mediastinales* eng mit einander verwachsen.

Am ventralen Umfang des Oesophagus kommt der craniale Abschluss des Sinus zu Stande vor Allem durch das oben geschilderte *Septum arcuatum dorsale*, das den *Sinus perioesophageus* von dem *Sinus pulmonalis* trennt. An seinem freien, ventralwärts gekehrten Rande haftet das Pleuroperitoneum, und zwar hauptsächlich die linke *Lamina mediastinalis*; nur an dem nach rechts blickenden Rande des Septums befestigt sich die rechte *Lamina mediastinalis*. Von dem lateralen Ende des Septums jeder Seite geht die Grenzlinie des Pleuro-

peritoneums auf der *Pars vertebralis* des *M. transversus* im Bogen caudalwärts und läuft an dem Seitenrand des *Septum triangulare* aus (Fig. 26). Mit anderen Worten: seitlich von dem Oesophagus schieben sich zwei hornartige Fortsätze des *Sinus perioesophageus* auf die Ventralfläche des *M. transversus* cranialwärts vor. Die Befestigung der *Membrana perioesophagea* am Magen ist eine ringförmige. In den caudalen Umfang des *Sinus perioesophageus* treten die vorderen Aeste der *A. gastrica dorsalis* ein, neben der die *V. gastrica anterior* mit mehreren Aesten aus dem Sinus heraustritt. Die Verbindung der Sinuswandung mit der

Fig. 29.



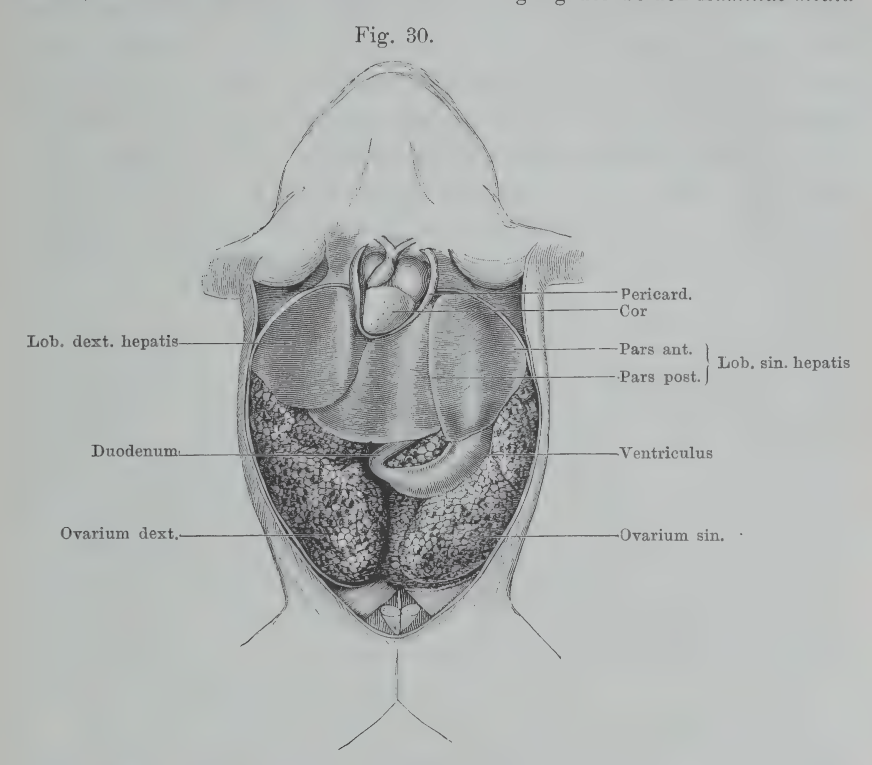
Eingeweide von Rana esculenta ♂ in situ. Magen leer, Darm mässig, Harnblase stark gefüllt. Schultergürtel cranialwärts gezogen, so dass die Lungen sichtbar werden.

Bauchfellduplicatur, die jene beiden Gefässe einschliesst („Mesogastrium"), ist eine verschiedenartige (s. Peritoneum), immer aber schiebt sich längs der Gefässe eine zipfelförmige Verlängerung des Sinus medialwärts. Es ist mir sehr wahrscheinlich, dass diese communicirt mit einem Zipfel des *Sinus subvertebralis*, der

von medial her sich längs der genannten Gefässe vorschiebt (*Processus gastricus dorsalis* des *Sinus subvertebralis*, s. Pankreas und Peritoneum). In der That konnte ich einige Male durch Aufblasen des *Sinus perioesophageus* auch den *Sinus subvertebralis* mit Luft füllen. Ueber die Communication des *Sinus perioesophageus* mit dem *Sinus pulmonalis* wurde oben gehandelt.

Der *Sinus perioesophageus* ist bisher noch nicht richtig beschrieben worden. Gewöhnlich wird er als allseitig freie Blase dargestellt. Er ist aber sowohl cranial, wie nach rechts hin fixirt. Die Betheiligung der beiden *Laminae mediastinales*, sowie zweier selbständiger Bindegewebssepta an der Zusammensetzung seiner Wandung ist, soviel mir bekannt, bisher nicht geschildert worden.

Fig. 30.



Eingeweide von Rana esculenta, ♀, nach Eröffnung der ventralen Bauchwand, in situ.

Das *Septum triangulare* trennt den *Sinus perioesophageus* vom *Sinus subvertebralis*, das *Septum arcuatum dorsale*: vom *Sinus pulmonalis*, die beiden *Laminae mediastinales*: vom *Cavum pleuroperitonaei.*

Alle Abschnitte der Sinuswand sind sehr dünn und bestehen in ihrer Grundlage aus Bindegewebe, das Blutgefässe und Nerven einschliesst und beiderseits von einem Zellbelag bekleidet ist. Die dem Innenraum des Sinus zugekehrte Fläche der Wand trägt überall das Endothel des *Sinus perioesophageus*; von den übrigen Abschnitten werden die beiden *Laminae mediastinales* vom Epithel der Pleuroperitonealhöhle, das *Septum triangulare* vom Endothel des *Sinus subvertebralis*, und das *Septum arcuatum dorsale* vom Endothel des *Sinus pulmonalis* bekleidet (s. auch Theil II, S. 529).

b) Der Magen.

b) Der Magen.

a) Form, Lage, Function.

Der Magen des Frosches (Fig. 25) ist ein durch den charakteristischen Bau seiner Schleimhaut vorn und hinten scharf begrenzter Abschnitt des Darmrohres, der sich gewöhnlich auch äusserlich durch seine Form deutlich gegen den Oesophagus und den Mitteldarm absetzt. Ausser der verdauenden Thätigkeit, die ihm in erster Linie zukommt, dürfte ihm, wie schon bemerkt, auch eine mechanische Aufgabe zufallen: die Zerkleinerung der Nahrung. Wenigstens spricht seine sehr kräftige Ringmusculatur dafür, dass ihm in dieser Weise eine compensatorische Bedeutung als Ersatz für das functionell wenig leistende Gebiss zukommt. Auch eine resorptive Thätigkeit der Magenepithelzellen ist vermuthet worden.

Der Magen ist ein sehr dickwandiges Rohr, das in der linken Hälfte der Bauchhöhle derartig gelagert ist, dass manchmal seine Längsachse in der Hauptsache longitudinal verläuft, mit leichter Abweichung des caudalen Endes nach rechts hin. Doch kann er auch sehr stark schräg, von vorn und links nach hinten und rechts, gelagert sein (Figg. 29, 30). Stets erscheint der Magen als ein nach links hin ausgebauchter Theil des Darmrohres; im Uebrigen ist die Form manchen Schwankungen unterworfen und lässt sich bald mehr der eines Kuhhornes, bald auch mehr der eines Gemsenhornes vergleichen, mit nach hinten und rechts gerichteter Verjüngung. Der angefüllte Magen ist in seiner Mitte am stärksten erweitert und bekommt so eine mehr spindelförmige Gestalt. Stets ist eine grosse (linke) und eine kleine (rechte) Curvatur zu unterscheiden; die kleine Curvatur verläuft freilich oft fast ganz geradlinig. Gegen den Oesophagus setzt der Magen sich nicht immer sehr scharf ab, doch ist die Grenze meist in Form einer Einschnürung (der Cardia entsprechend) deutlich, hinter der dann die Erweiterung des Magens beginnt. Manchmal ist diese Einziehung nur links sichtbar, und der Anfangstheil des Magens buchtet sich etwas nach links hin fundusartig aus. Die caudale Hälfte des Magens verjüngt sich stets recht erheblich; die stärkste Einschnürung des Rohres entspricht der Grenze zwischen Magen und Mitteldarm (Pylorus). Diese Stelle ist dünner als der Oesophagus, die Cardia und der Darm. Die Wandung des Magens ist dicker und fester als die des Oesophagus und daher nicht so leicht dehnbar wie diese.

Die Innenfläche des Magenrohres zeigt gewöhnlich einige wenige grobe Längswülste der Schleimhaut, die sich unmittelbar aus dem Oesophagus fortsetzen. Sie wechseln mit dem Füllungszustande des Magens. Die Falten convergiren gegen das caudale Ende des Magens hin und nehmen zugleich sehr beträchtlich an Höhe ab, um an der Grenze gegen den Mitteldarm plötzlich völlig aufzuhören und den ganz anders gestalteten Fältchen des Dünndarmes Platz zu machen. Eine eigentliche, in das Lumen vorspringende, *Valvula pylorica* fehlt. Die Farbe der Magenschleimhaut im frischen Zustande ist im grösseren vorderen (Fundus-) Abschnitt meist röthlich-gelb und unterscheidet sich so von der weissen Farbe der Oesophagusschleimhaut. Im hinteren (Pylorus-) Abschnitt wird die Farbe weisslich. Die Magenschleimhaut zeigt saure Reaction, im Gegensatz zu der alkalischen Reaction des Oesophagus; sie ist bei leerem Magen mit spärlichem schleimigem Secret bedeckt.

Schon makroskopisch sind an der Mageninnenfläche zwei Regionen zu unterscheiden: eine Fundus- und eine Pylorusregion. Die craniale, Fundusregion, sieht röthlich-gelb aus und zeigt die dicken Längswülste; die caudale, Pylorusregion, ist mehr weiss und glatter, da die Falten niedriger werden. Auch histologisch zeigen beide Regionen Verschiedenheiten, vor Allem im Verhalten der Drüsen. Die Ausdehnung beider Regionen scheint individuell zu schwanken; Oppel erhielt als Verhältnisszahlen: Fundusregion zu Pylorusregion = *c.* 3 : 1 (bei *Rana esculenta* und *Rana fusca*); nach Langley beträgt bei *Rana temporaria* (also wohl *Rana fusca*) die Länge der Pylorusregion etwa 1/5 bis 1/4 der ganzen Magenlänge.

Die vielen Schwankungen in der Lage des Magens hängen mit seiner geringen Fixation zusammen (s. Verhalten des Magens zum Bauchfell).

b) Bau der Magenwandung.

b) Bau der Magenwandung.

Die Wandung des Magens besteht aus folgenden Schichten: 1. *Tunica mucosa*, 2. *Muscularis mucosae*, 3. *Tunica submucosa*, 4. *Tunica muscularis*, 5. *Tunica serosa*.

1. Tunica mucosa.

Die Längswülste, zu denen sich die Magenschleimhaut erhebt, die im vorderen, „Fundus“-Abschnitt, mehr gelbliche, im hinteren, „Pylorus“-Abschnitt, mehr weisse Farbe, sowie die saure Reaction des Secretes, wurden bereits erwähnt. Histologisch sind am Aufbau der Schleimhaut betheiligt: das Epithel, das *Stratum proprium* und Drüsen, die sich vom Epithel aus in das letztere einsenken. Auch durch Form und Anordnung der Schleimhautcomponenten setzt

sich der Magen scharf von dem Oesophagus ab: an Stelle des Flimmer- und Becherepithels im Oesophagus tritt typisches Magenepithel auf, und statt der tiefliegenden Oesophagealdrüsen finden sich die direct unter dem Epithel liegenden Magenfundusdrüsen (Oppel).

Das Epithel des Magens beim erwachsenen Frosche ist ein einschichtiges Cylinderepithel ohne Flimmern, „Magenepithel" (Oppel). Die Zellkörper besitzen die Form langgestreckter fünf- oder sechsseitiger Pyramiden, deren den basalen Zellenden entsprechende Spitzen sehr dünn auslaufen (Figg. 31, 32). An dem freien breiten Zellende fehlt eine besondere Membran, dagegen wird eine solche an den Seiten der Zelle angenommen. Zwei Theile des Zellkörpers sind zu unterscheiden: der centrale (basale), dessen feinkörniges Protoplasma den Kern einschliesst, und der periphere, dem Magenlumen zugekehrte, der von einer hellen schleimähnlichen Substanz gebildet wird („Pfropf" Biedermann; „Oberende" Oppel). Dieses Oberende der Zelle, ausgezeichnet durch sein Quellungsvermögen und bestimmte chemische Reactionen, bei geeigneter Behandlung eine feine Längsstreifung zeigend, war und ist wohl auch noch Gegenstand der Controverse, indem es einerseits für schleimig metamorphosirten Zellinhalt gehalten wurde, der durch „Platzen" der Zelle entleert werden sollte (wobei als normales Vorkommniss eine Membran am freien Ende der Zelle angenommen wurde), andererseits aber als ein besonderes Organ der Zelle, das während des ganzen Lebens der Zelle bestehe, gewissermaassen ein Analogon zu dem Cuticularsaum der Darmcylinderzellen. Für die Magenzellen des Frosches wurde diese letztere Ansicht wohl zuerst von Biedermann (1875) begründet. [Ueber diese Frage, wie über die nach der specifischen Natur der Magenepithelzellen (für die schon Valatour 1861 eintrat) sind die Lehrbücher der Histologie, vor Allem das Werk von Oppel, zu vergleichen. Oppel selbst ist ebenfalls Verfechter der Ansicht von der specifischen Natur der Magenepithelzellen und der Bedeutung des „Oberendes" der Zelle als eines präformirten Organes.] Zwischen den Epithelzellen hat Garten Intercellularbrücken und Intercellularräume dargestellt.

Das Magenepithel vermittelt die Absonderung des Magenschleimes; in welcher Weise dabei das Oberende betheiligt ist, bleibt noch unbestimmt. Biedermann hält es für möglich, dass das Epithel daneben auch der Resorption gewisser Nahrungsbestandtheile dient.

Was die Regeneration des Epithels betrifft, so entstehen, nach Sacerdotti, neue Zellen stets durch karyokinetische Theilung von schon differenzirten Magenepithelzellen. Die meisten Mitosen werden in der Tiefe der Magengrübchen angetroffen. Doch finden sich auch nicht selten im oberflächlichen Epithel in Mitosis begriffene Zellen, die kugelrund und zwischen zwei ausgewachsenen Epithelzellen gelegen sind. Es muss also angenommen werden, dass zwischen den ausgewachsenen Epithelzellen auch junge Elemente, wirkliche Ersatzzellen vorkommen, „die jedoch stets Schleim enthalten" (d. h. die schon charakteristische Magenepithelzellen sind).

Flimmerzellen im Froschmagen. Wiederholentlich sind auch im Magen des Frosches, und zwar von verschiedenen Autoren an Fröschen verschiedener Species und Herkunft, Flimmerzellen, wenn auch vereinzelt, gefunden worden. Dies geschah durch Regéczy und Ballagi (die Species ist nicht angegeben, wahrscheinlich, da die Untersuchungen in Budapest angestellt wurden, *R. esculenta var. hungarica*) und wurde bestätigt durch M. Braun (für *Rana temporaria* in Dorpat). Trinkler (für *Rana temporaria* in Charkow) fand sie äusserst selten, und betrachtet sie als residuale Gebilde der Embryonalperiode.

Oppel steht den Befunden von Flimmerepithel bei erwachsenen Fröschen skeptisch gegenüber.

Das *Stratum proprium* der Schleimhaut ist in Folge der dichten Stellung der Drüsen nur spärlich entwickelt. Zwischen den Drüsenausgängen und den Drüsenhälsen ist es reichlicher vorhanden als zwischen den Drüsenkörpern, wo es auf sehr dünne, bindegewebige Scheidewände reducirt ist. Da die Pylorusdrüsen in grösseren Abständen von einander stehen, als die Fundusdrüsen, so ist im Pylorusabschnitt auch etwas mehr trennendes Bindegewebe vorhanden. Züge glatter Muskelfasern steigen aus der *Muscularis mucosae* zwischen die Drüsen in die Schleimhaut epithelwärts auf. Ausserdem finden sich hier Blutgefässe und sehr reichlich Nervenfasern.

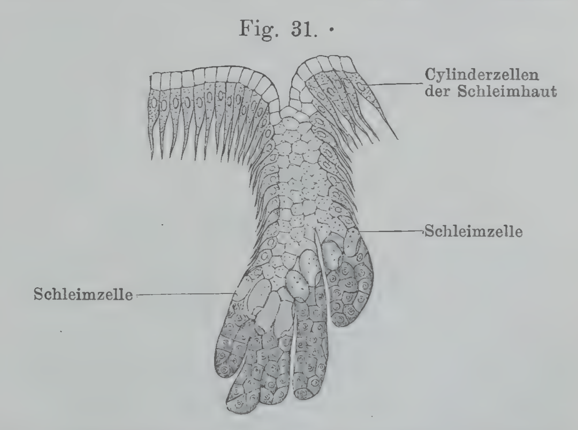
Magendrüsen.

Magendrüsen.

Die Magenschleimhaut ist ausgezeichnet durch ihren Reichthum an Drüsen, die sich scharf von denen des Oesophagus unterscheiden. Sie stehen mehr gleichmässig und eng neben einander, und sind kürzer und einfacher gebaut als die Oesophagusdrüsen. Während an den Oesophagusdrüsen sich ein langer und dünner Ausführungsgang von dem voluminösen „Drüsenkörper“ unterscheiden lässt, der aus den mehrfach verästelten Drüsenschläuchen besteht, ist ein solcher Gegensatz an den viel einfacheren und kleineren Magendrüsen nicht vorhanden. Die Oesophagusdrüsen sind zusammengesetzt-tubulös, die Magendrüsen einfach- oder einfach-verästelt-tubulös. Die specielle Form der Magendrüsen ist in den einzelnen Regionen des Magens, die oben schon als Fundus- und Pylorusregion unterschieden wurden, eine verschiedene, und danach sind Fundus- und Pylorusdrüsen zu unterscheiden.

1. Fundusdrüsen. Die Fundusdrüsen stellen einfache oder einfach-verästelte tubulöse Einzeldrüsen dar, die in der Ein- oder Mehrzahl in kleinen grübchenartigen Einsenkungen der Schleimhaut münden. Diese Grübchen (Magengrübchen; Drüsen-„Ausgänge“) sind mit einer Fortsetzung des Oberflächenepithels des Magens ausgekleidet und verschieden gross. Der erste verengte und lange Abschnitt des Einzeldrüsenschlauches wird als Drüsenhals bezeichnet, ihm schliesst sich der Drüsenkörper an. Häufig findet Theilung des Drüsenschlauches statt, so dass sich an einen Hals mehrere Körperabschnitte anschliessen. Um die ganze Drüse herum geht eine *Membrana propria* (Nussbaum), der die Epithelzellen aufsitzen. Die Zellen des Halses (Halszellen, Oppel) sind Cylinderzellen, kürzer als die Zellen des Oberflächenepithels und mit umgebogenen, dachziegelförmig sich deckenden basalen Enden. Die Zellen sind zugleich trüber als die Oberflächenzellen, das

Fig. 31.



Durch 33 procentige Kalilauge isolirte grosse Labdrüse vom Frosche. Vergr. 270 fach. Nach R. Heidenhain.

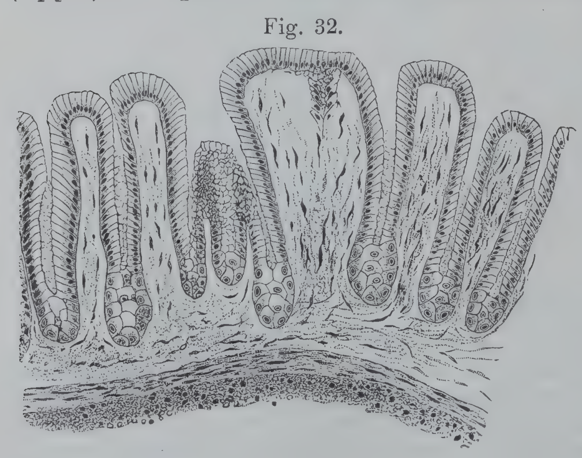
Oberende wird immer kleiner, schwindet immer mehr und mehr. Die Zellen des Drüsenkörpers (Grundzellen, im Gegensatz zu den Halszellen, Oppel) werden als die Elemente aufgefasst, die die für den Magensaft specifischen Stoffe secerniren; es sind kleine, ellipsoidische (Langley), stark granulirte Elemente, die die Schlauchenden erfüllen; das Lumen der letzteren ist sehr eng. An der Grenze des Halses und Körpers finden sich einige grosse Schleimzellen (Heidenhain); Partsch bestätigte sie für *Rana esculenta* und *Rana temporaria*, im Gegensatz zu Bleyer, der sie nur bei *Rana esculenta* fand.

Mit Hülfe der Golgi'schen Methode stellten Langendorff und Laserstein die Drüsenlumina der Magendrüsen dar und fanden dabei innerhalb der einzelnen Schläuche verschieden grosse und verschieden gestaltete Seitenzweige des Hauptlumens. Sie sind der Ansicht, dass diese sich nicht zwischen die Epithelzellen hineindrängen, sondern in die Zellen selbst hineingehen, ja geradezu einen Theil ihres Leibes bilden. Sie sind als breite Secretstrassen zu deuten, von einfacherer Form, aber functionell gleichwerthig den, complicirte Netze bildenden, Secretcapillaren in den Magendrüsen der Säuger.

In Bezug auf die Bezeichnung der einzelnen Abschnitte der Drüsen (Ausgang, Hals, Körper) sind die Autoren nicht immer consequent, namentlich werden oft Hals und Ausgang nicht scharf von einander geschieden. Aus einem Vergleich der verschiedenen Darstellungen und Abbildungen und aus eigenen Präparaten glaube ich aber schliessen zu können, dass nicht nur Theilung eines Halses in mehrere Körper (die sicher ist, cf. die Abbildung von Heidenhain), sondern auch Einmündung mehrerer Hälse in einen Ausgang (in eine Magengrube) vorkommt.

2. Pylorusdrüsen. Die Pylorusdrüsen des Froschmagens sind wohl zuerst von Partsch 1877 den Fundusdrüsen gegenübergestellt worden. Auch die Pylorusdrüsen münden einzeln oder zu mehreren in Magengruben ein, die vom Oberflächenepithel ausgekleidet sind, scheinen aber weiterhin einfach zu bleiben. Die Schläuche selbst sind vollkommen oder bis fast auf den Grund von Zellen ausgekleidet, die den Oberflächenzellen nahe stehen, niedrig cylindrisch oder mehr kubisch gestaltet sind und wenig tingibles Protoplasma enthalten (Oppel). Nur ganz am Grunde der Schläuche, aber nicht in allen, finden sich spärliche kleine, polygonale, stark granulirte Zellen. Die Hauptmenge der Pylorusdrüsenzellen wurde häufig den Halszellen der Fundusdrüsen gleichgestellt und wie diese kurzweg als Schleimzellen betrachtet. Langley fand in dem Secret des Pylorusabschnittes des Froschmagens nur sehr geringe Pepsinmengen, und glaubt daher, den Pylorusdrüsen die Pepsin producirende Fähigkeit absprechen zu sollen. Darauf beruht die Gegenüberstellung der

Fig. 32.



Querschnitt durch den Pylorusabschnitt vom Magen des Frosches (Rana esculenta). Nach C. Partsch.

Pylorusdrüsen als Magenschleimdrüsen gegenüber den Fundusdrüsen als Magensaftdrüsen (Labdrüsen).

Nach Oppel sind dagegen die Pylorusdrüsen bei den Amphibien, und so auch beim Frosch, als eigenthümliche Drüsen zu deuten, deren Zellen nicht unter dem Namen Schleimzellen mit anderen zusammengefasst werden dürfen, sondern als Zellen sui generis zu betrachten sind.

Die nahe dem Darm gelegenen Drüsen sind sehr unregelmässig in ihrer Form, und werden mehr und mehr einfache Einsenkungen des Oberflächenepithels (Langley).

3. Drüsen der intermediären Zone. In der intermediären Zone, zwischen den Fundus- und den Pylorusdrüsen, werden die Drüsen kürzer, die ellipsoidischen Zellen der Fundusdrüsen nehmen an Zahl ab, und einige von ihnen werden ersetzt durch Zellen von ähnlicher Gestalt, die aber wenige oder gar keine Körnchen enthalten. Zwischen diesen Drüsen finden sich einfache Pylorusdrüsen, die gegen den Pylorus hin an Zahl wachsen, bis sie die alleinigen Drüsen bilden (Langley).

Physiologisches über die Magendrüsen.

Ueber die Frage, ob die Drüsen des Froschmagens an der Pepsinbildung betheiligt seien, herrschte eine Zeit lang Unsicherheit. Swieçicki, der 1875 die Pepsin bildende Fähigkeit der Oesophagusdrüsen beim Frosche nachgewiesen hatte, glaubte dem Froschmagen die gleiche Fähigkeit nur noch höchstens in geringem Maasse zusprechen und seine Hauptbedeutung in der Säureproduction sehen zu müssen. Die schon seit Heidenhain's Vermuthung (1870) in Aufnahme gekommene Auffassung, dass die Drüsengrundzellen der Magendrüsen des Frosches den Belegzellen der Säuger entsprechen, denen wiederum nur die Säurebereitung zugeschrieben wurde, erhielt durch Swieçicki's Entdeckung eine Stütze. In der Folgezeit wurde dagegen von verschiedenen Seiten (Edinger, Langley, Fränkel, Contejean) gezeigt, dass Swieçicki's Auffassung, der sich andere Forscher angeschlossen hatten, unrichtig sei, und dass auch beim Frosche die Magendrüsen in der That Salzsäure und Pepsin produciren. Allerdings gilt dies zunächst nur für die Fundusdrüsen. Dagegen wurde von Langley, der aus dem Secret des Pylorusabschnittes des Magens nur minimale Mengen Pepsin gewinnen konnte, den Pylorusdrüsen die Pepsin bereitende Fähigkeit abgesprochen, und diese Drüsen selbst als Schleimdrüsen aufgefasst. Es wurde schon erwähnt, dass gegenüber dieser Auffassung, die sich in der Eintheilung der Magendrüsen als Magensaftdrüsen (= Fundusdrüsen) und Magenschleimdrüsen (= Pylorusdrüsen) ausspricht, Oppel die specifische, noch nicht näher bestimmbare Natur auch der Pylorusdrüsen vertritt.

Zur vergleichenden Histologie der Magendrüsen.

Als historisch bemerkenswerther Punkt fand schon Erwähnung, dass Heidenhain 1870 in den Zellen des Magendrüsengrundes beim Frosche die Repräsentanten der Belegzellen bei den Säugern sehen zu können meinte. In Verfolgung dieser Idee sprach Partsch 1877 die Zellen der Pepsin bereitenden Oesophagusdrüsen beim Frosche als Analoga der Hauptzellen bei den Säugern an, welch' letzteren ebenfalls nur die Pepsinbereitung zugeschrieben wurde. In anderer Weise hat Oppel 1896 den von Heidenhain angeregten Gedanken verfolgt, indem er die Möglichkeit erörtert, dass die Halszellen der Magendrüsen bei niederen Vertebraten den Hauptzellen bei den Säugern entsprechen. Allerdings stellt sich Oppel in seinem grossen Handbuch nicht auf den Boden

dieser Hypothese, sondern auf den auch von mehreren anderen Forschern vertretenen Standpunkt, dass in den Grundzellen der niederen Vertebraten „undifferenzirte“ Magendrüsenzellen vorliegen, und dass die Differenzirung in Haupt- und Belegzellen ein phylogenetisch viel später sich geltend machender Vorgang ist.

In Bezug auf alle die Magendrüsen betreffenden Punkte sei in erster Linie auf das Oppel'sche Werk verwiesen, wo die sehr umfangreiche Literatur zusammengestellt und besprochen ist.

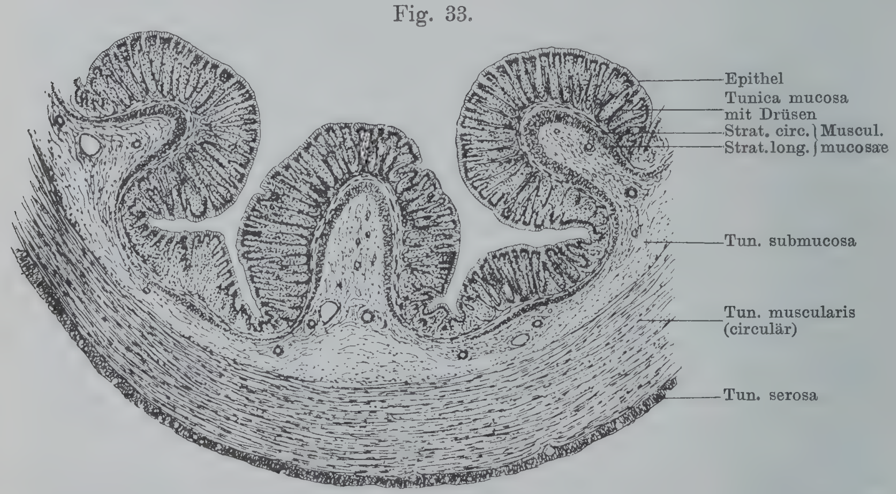
Innervation der Magendrüsen.

Ein Nerveneinfluss auf die Secretion der Magendrüsen wurde von Contejean beobachtet (s. unten: Nervenversorgung des Magens).

2. *Muscularis mucosae.*

Unmittelbar aussen von den Drüsen findet sich durch den ganzen Magen hindurch eine kräftige *Muscularis mucosae.* Sie ist in zwei Schichten ausgebildet, einer inneren circulären und einer äusseren longitudinalen. Die innere circuläre zieht unmittelbar unter den Drüsen hin, und von ihr biegen vielfach Fasern ab, um zwischen den Drüsen epithelwärts zu dringen. (An eigenen Präparaten von

Fig. 33.



Querschnitt durch den mittleren Theil des Froschmagens (R. esculenta), zur Demonstration des Schichtenbaues. Vergr. 20fach. Der Schnitt geht durch drei dicke Längswülste.

Rana esculenta wiederholt beobachtet.) Die äussere longitudinale Schicht ist erheblich dicker als die innere circuläre Schicht, ein Verhalten, das wohl in Zusammenhang steht mit dem Mangel einer Längsschicht der eigentlichen *Tunica muscularis* (s. später). Die Längsschicht der *Muscularis mucosae* ist die Fortsetzung der schon im unteren Ende des Oesophagus vereinzelt aufgetretenen Längsbündel der Schleimhaut.

3. *Tunica submucosa.*

Aussen von der *Muscularis mucosae* folgt ein sehr dickes und festes *Stratum submucosum*, das aus geformtem dichtem Bindegewebe besteht. In ihm finden sich vielfach Gefässe, von denen feinere Aeste zur Mucosa aufsteigen. Gegen die Muscularis hin wird das Gefüge lockerer. Namentlich im vorderen Abschnitt des Magens dringen bindegewebige Septa von der Submucosa aus in die circuläre

Muskelschicht der *Tunica muscularis.* Auch zwischen den Fasern der longitudinalen Schicht der *Muscularis mucosae* finden sich trennende Bindegewebssepta, die mit dem Gewebe der Submucosa zusammenhängen.

4. *Tunica muscularis.*

Dem Froschmagen (*Rana esculenta* und *Rana fusca*) kommt eine sehr dicke und kräftige circuläre Schicht glatter Muskelzellen zu, die überhaupt die mächtigste Schicht der Magenwand bildet. Dagegen fehlt dem grössten Theile des Magens eine Längsschicht; nur im obersten und im untersten Abschnitt des Magens liegt aussen von der circulären Schicht noch eine dünne longitudinale Lage, die in die entsprechende Schicht des Oesophagus resp. des Dünndarmes übergeht. Die Mächtigkeit der Ringschicht legt die Vermuthung nahe, dass die Magenwände auch eine kräftige mechanische Zerkleinerung der Nahrung bewirken können.

Das Fehlen einer Längsschicht der Muscularis war schon Valatour (1861) bekannt, ist aber erst neuerdings wieder durch P. Schultz hervorgehoben worden, nachdem in der Zwischenzeit wohl von allen Autoren, die den Froschmagen histologisch untersuchten, eine Längsschicht beschrieben worden ist. Die Veranlassung zu der Täuschung gab die gleich zu erwähnende kräftige Subserosa, die in der That auf Querschnitten bei gewissen Färbungen leicht für eine Lage glatter Muskelzellen gehalten werden kann. Auf Grund eigener, wie fremder Präparate (von Herrn Professor Steinach-Prag) muss ich mich der Angabe von Schultz in Bezug auf das Fehlen der Längsmuscularis im grössten Theil des Magens anschliessen.

5. *Tunica subserosa* und *serosa.*

Die äusserste Schicht der Magenwand bildet eine kräftige, vom Epithel der Pleuroperitonealhöhle bekleidete Faserschicht, die als *Tunica subserosa* und *serosa* zu bezeichnen ist. Sie besteht aus dichtem, geformtem Bindegewebe, dessen Faserbündel longitudinal angeordnet sind und enthält verhältnissmässig viel Bindegewebszellen. Von ihr aus erstrecken sich bindegewebige Septa in die Muscularis. An beiden Enden des Magens wird diese Faserschicht dünner, da innen von ihr longitudinale Muskelfasern auftreten.

c) Nervenversorgung des Magens.

c) Nervenversorgung des Magens.

Der Magen erhält seine Nerven einmal vom *N. vagus* und ferner vom *N. sympathicus.* Vom Vagus kommen dieselben beiden Aeste in Betracht, die schon für den Oesophagus angegeben wurden (*R. oesophageus et gastricus superior* und *R. oesophageus et gastricus inferior*, s. Theil II, S. 155). Die sympathischen Aeste verlaufen in der Begleitung der Aeste der *A. gastrica* (Theil II, S. 225).

In functioneller Hinsicht gilt Aehnliches wie beim Oesophagus.

Der *N. vagus* führt nicht nur erregende, sondern auch hemmende Fasern für die Musculatur des Magens (Contejean, Steinach; die Thatsache, dass der Durchschneidung der Vagi lebhafte Zusammenziehungen des Magens folgen, wurde 1872 von Goltz festgestellt, aber anders erklärt). Die Hemmungsimpulse werden dem Vagus von der *Medulla oblongata* übertragen und durch ihn den Darmganglien übermittelt. Die auf letztere ausgeübte Hemmungswirkung ist tonischer Natur (Steinach). Der Vagus führt ferner Vasodilatatoren, und wohl auch Vasoconstrictoren für den Magen (Contejean). Auch auf die Secretion der Magendrüsen übt, nach Contejean, der Vagus einen anregenden

Einfluss aus, der aber nicht direct ist, sondern durch die Ganglien der Magenwandung vermittelt wird. (Es mag auch hier nochmals auf die Anwesenheit sympathischer Fasern und Zellen im Verlaufe des *N. vagus* hingewiesen sein.)

Die Aeste des *N. sympathicus* führen visceromotorische und vasoconstrictorische Fasern für den Magen. Nach Steinach stammen die visceromotorischen Fasern aus den dorsalen Wurzeln des vierten und fünften Spinalnerven; nur ausnahmsweise wurden auch bei Reizung der dorsalen Wurzel des *N. spinalis VI* Erscheinungen am Magen beobachtet. Die ventralen Wurzeln der genannten Nerven sind unwirksam auf den Magendarmtractus.

Reizung des *N. spinalis V*, central vom Abgang des *R. communicans*, hat ferner, nach Waters, Gefässcontraction am Magen zur Folge. Auch Contejean constatirte den vasoconstrictorischen Einfluss des Sympathicus (*Plexus coeliacus*) auf den Magen. Auf die Secretion vermuthet Contejean einen hemmenden Einfluss des Sympathicus.

Feineres Verhalten der Nerven.

Auch das Verhalten der Nerven innerhalb der Magenwandung beim Frosch wurde mehrfach speciell untersucht. Erik Müller, der seine Befunde am Magen mit denen am Darm gemeinsam behandelt, spricht auch beim Magen von einem *Plexus Auerbach's* und einem *Plexus Meissner's*. Der Auerbach-sche *Plexus myentericus* wäre ausserhalb der circulären Musculatur, der Meissnersche *Plexus submucosus* in der Submucosa zu suchen (s. auch Verhalten der Nerven im Darm). Von dem *Plexus myentericus* gehen reichliche Nervenstämme, d. h. Bündel feiner Nervenfäden, in die circuläre Musculatur; ein Theil von ihnen endet hier, andere gehen hindurch zum *Plexus submucosus*. (Nach Müller's Schilderung scheinen andere Fäden auch durch die aussen von der circulären Muscularis liegende dicke Faserschicht zu verlaufen, um mit einem unmittelbar subserös gelegenen Geflecht in Verbindung zu treten.) In der circulären Musculatur theilen sich die Stämme unter fast rechten Winkeln in Zweige, die in der Richtung der Muskelbalken verlaufen, und von diesen gehen, ebenfalls rechtwinkelig, neue Zweige aus, welche den Verauf der Muskelbalken kreuzen, und diese wieder theilen sich in Zweige mit longitudinalem Verlaufe u. s. w. Durch diese fast rechtwinkelige, fortgesetzte Vertheilung entsteht eine sehr typische guirlandenförmige Verzweigung der Nervenfäden, die dabei an Mächtigkeit abnehmen. Das Totalbild der Nervenausbreitung wird also das eines mächtigen Flechtwerkes mit gröberen und feineren Maschen. Die Nervenfäden theilen sich schliesslich — nach verschiedenem Verzweigungstypus — in feine Endzweige, die frei auslaufen. Sie endigen mit einer keulen- oder birnenförmigen Anschwellung, die sich auf eine Muskelzelle legt. Diese Endvaricosität berührt die Muskelzellen nur, ohne sich in sie einzusenken. Ein jeder Nervenfaden kann mehrere Muskelzellen versorgen: der Nervenfaden ist dann seiner ganzen Länge nach mit dergleichen kleinen Platten besetzt, die oft an kleinen kurzen Stielen sitzen, und von denen eine jede mit ihrer besonderen Muskelzelle in Verbindung tritt. — Arnstein stellte die Nerven der glatten Musculatur des Froschmagens mit der Methylenblaumethode dar; er fand „am Magen“ (genauere Localisation wird nicht gegeben) ein dichtes, mit Ganglienzellen besetztes Geflecht von Nervenfasern, von dem Bündel feinster Nervenfibrillen in parallelen Zügen längs der Muskelbündel verliefen. Einzelne Fäden verlaufen zwischen den Muskelspindeln, und finden hier ihr Ende, ohne Endknöpfe zu bilden (Arnstein).

Aus der neuesten Zeit (1895) stammen Untersuchungen von P. Schultz.

Derselbe beschreibt im Froschmagen ausser dem von E. Müller geschilderten Nervensystem der glatten Musculatur, dessen charakteristisches Merkmal nach Schultz in dem Mangel von Ganglienzellen besteht, noch ein zweites, bisher nicht bekanntes. Dasselbe wird repräsentirt durch eine sehr grosse Anzahl von Ganglienzellen, die innerhalb der Muscularis liegen. Von den Zellen geht eine reiche Anzahl feinster Fortsätze aus, zu den in der Umgebung liegenden Muskelzellen. Sie enden mit kleinsten Anschwellungen an den Muskelzellen. Neben diesen Fäden ist in glücklichen Fällen ein längerer Fortsatz der Ganglienzellen erkennbar, der keine Aeste abgiebt, keine Varicositäten trägt und zu grösseren Nervenbündeln zieht. Schultz äussert die Vermuthung, dass dieses letztere Nervensystem den sensiblen Nervenapparat der Muscularis bildet, dem gegenüber das andere, schon lange bekannte, den motorischen Apparat darstellt.

Die durch die circuläre Musculatur hindurchtretenden Nervenzweige stehen in der Submucoca in Verbindung mit dem *Plexus submucosus* (Meissner'schen Plexus). Dieser liegt dicht unter der *Muscularis mucosae* und enthält stellenweise Ganglienzellen eingelagert. Aus der Submucosa dringen andere Nervenfäden, zu Bündeln vereinigt, durch die *Muscularis mucosae* in die Mucosa, theils selbständig, theils in Begleitung der Gefässe. In der Schleimhaut zerfallen die Bündel in einzelne Fasern, die Theilungen eingehen und sich zu den Gefässen, dem Oberflächenepithel und den Drüsen begeben (Gonjaew). Nach Gonjaew ist ihr Verhalten folgendes. Die Gefässnerven biegen von den Nervenbündeln, die in die Mucosa eindringen, in verschiedener Tiefe in horizontale Richtung um und umspinnen die Capillarschlingen. Von ihnen gehen keine Nervenäste zur Oberfläche. Zum Epithel steigen andere Nervenbündel direct aus den tieferen Schleimhautlagen auf und theilen sich wiederholt. Gonjaew konnte sie bis an die Epithelzellen, manchmal auch zwischen deren basale, verschmälerte Enden verfolgen, wo sie frei endigen. Einen Zusammenhang zwischen Nervenenden und Epithelzellen stellt Gonjaew in Abrede, dagegen redet er einer Contiguität das Wort. Die von Trütschel beschriebenen Endkolben dieser Fäden vermochte Gonjaew nicht zu finden. Capparelli und E. Müller fanden ebenfalls die Nervenfäden mit freien, oft knopfförmig verdickten Enden zwischen den basalen Enden der Epithelzellen; Smirnow verfolgte mittelst der Golgi'schen Methode die Nervenfasern sogar weiter in das Epithel hinein. Der von Capparelli beschriebene directe Uebergang von Nervenfasern in Epithelzellen ist wohl sicher Kunstproduct und wird als solches von allen Nachuntersuchern aufgefasst.

Auch zu den Magendrüsen gehen Nervenfäden, deren Endigung noch unbekannt ist.

d) Gefässversorgung des Magens.

d) Gefässversorgung des Magens.

Die Arterien des Magens stammen: 1. von der *A. gastrica dorsalis*, die zur dorsalen, 2. von der *A. gastrica ventralis*, die zur ventralen Wand des Magens tritt, — beides Aeste der *A. coeliaca*; 3. von der *A. intestinalis prima* (Ast der *A. mesenterica anterior*), die zum Duodenum tritt, aber auch mit den eigentlichen Magengefässen anastomosirt.

Die Venen gelangen: 1. zur *V. gastrica anterior*, 2. zur *V. gastrica media*, die beide direct in die *V. portae hepatis* einmünden, und 3. zur *V. gastrica posterior*, die mit der *V. duodenalis anterior* zusammen die *V. gastroduodenalis* bildet. Letztere geht dann in die Pfortader.

Die Arterien, wie die Venen, gelangen auf vier verschiedenen Wegen, und somit an vier verschiedenen Stellen, zu resp. von dem Magen. Die erste dieser

Gefässpforten (craniale Gefässpforte) liegt am vordersten Ende des Magens innerhalb des *Sinus perioesophageus*; hier treten die vordersten Aeste der *A. gastrica dorsalis* zum Oesophagus und Magen, und die vordersten Aeste der *V. gastrica anterior* von beiden Darmtheilen ab. Die Bahn, die beide Kategorien von Gefässen benutzen, ist das Mesogastrium und die *Membrana perioesophagea*; ihre letzten, resp. ersten Zweige durchsetzen den *Sinus perioesophageus*, während die Stämme noch im Mesogastrium liegen. Eine zweite Gefässpforte (dorsale Gefässpforte) ist gegeben durch den Ansatz des Mesogastrium am Magen; hier treten die hinteren Aeste der *A. gastrica dorsalis* zu und die hinteren Aeste der *V. gastrica anterior* von dem Organ. Die dritte Pforte ist die ventrale Gefässpforte, entsprechend dem Ansatz des *Lig. hepato-gastro-duodenale*; sie wird benutzt von den Aesten der *A. gastrica ventralis* und denen der *V. gastrica media*. Schliesslich findet sich noch eine caudale Gefässpforte am caudalen Ende der kleinen Curvatur: hier tritt die *A. intestinalis prima* an den Magen heran und die *V. gastrica posterior* vom Magen weg gegen das Duodenum hin.

Die genannten vier Gefässpforten sind auch die Wege, die die Lymphgefässe des Magens benutzen. Der vorderste Theil des Magens blickt noch in den grossen *Sinus perioesophageus* hinein, der längs der vorderen Aeste der *A. gastrica* mit einem besonderen *Processus gastricus dorsalis* des *Sinus subvertebralis* zusammenhängt. Dieser *Processus gastricus dorsalis* des *Sinus subvertebralis* bespült die vordere Kante des *Processus gastricus* des Pankreas (s. Pancreas). Zu diesem Divertikel des *Sinus subvertebralis* gelangen auch die Lymphgefässe, die an der dorsalen Gefässpforte den Magen mit den hinteren Aesten der *A. gastrica dorsalis* verlassen.

Was das *Ligamentum hepato-gastro-duodenale* anlangt, so zieht hier, in Begleitung der *A. gastrica ventralis*, eine umfänglichere röhrenförmige Fortsetzung des *Sinus subvertebralis*, vom rechten Umfange des Pankreas aus, über die ventrale Kante des Organes hinweg nach links hin gegen den Magen; sie sei als *Processus gastricus ventralis* des *Sinus subvertebralis* bezeichnet. Langer giebt an, dass sich in ihr constant ein Klappenapparat finde, an dem alle Versuche, eine Injection der Magenschleimhaut zu bekommen, gescheitert seien.

Schliesslich hängen die Lymphgefässe, die an der dorsalen und ventralen Gefässpforte den Magen verlassen, auch noch durch Zweigchen, die zum Pylorus hinziehen, mit dem *Processus pancreatico-duodenalis* des *Sinus subvertebralis* zusammen, wodurch also auch der *Sinus longitudinalis* des Darmes an den Magen fortgesetzt erscheint.

Die Blutcapillaren, wie die Lymphgefässe, bilden am Magen zwei Netze, ein subseröses und ein mucöses. Ihr genaueres Verhalten ist noch zu untersuchen.

e) Verhalten des Magens zum Bauchfell.

e) Verhalten des Magens zum Bauchfell.

Der Magen steht zu drei peritonealen Bildungen in näherer Beziehung: der *Membrana perioesophagea*, dem *Mesogastrium* und dem *Ligamentum hepato-gastro-duodenale*.

Die *Membrana perioesophagea* (s. S. 77) setzt sich ringförmig an dem Magen unterhalb der Cardia an, so dass der vorderste Theil des Organes noch in den *Sinus perioesophageus* hineinblickt. Das Mesogastrium setzt die *Membrana perioesophagea* fort und ist manchmal auch durchaus in continuirlichem Zusammenhang mit jener, und von ihr nur dadurch unterschieden, dass seine beiden Platten

enger an einander liegen und keinen weiten Sinus einschliessen. Die verschiedenen Formen der Trennung beider genannter peritonealer Duplicaturen und die Durchbohrungen, die sich im Bereiche des Mesogastrium finden, sollen bei der Anatomie des Peritoneums zur Sprache kommen. Die *Membrana perioesophagea* wie das Mesogastrium gehen beide von der linken Platte des Mesenterium ab.

Das *Ligamentum hepato-gastro-duodenale* geht von der ventralen Kante der *Pars duodenalis* des Pankreas aus zur Ventralfläche des Magens.

Zwischen dem Mesogastrium und dem *Ligamentum hepato-gastro-duodenale* liegt die *Bursa hepato-enterica*, in die der rechte Umfang des Magens blickt. Da die genannten beiden Bauchfellduplicaturen oft sehr stark rareficirt und auf dünne peritoneale Scheiden der Blutgefässe reducirt sind, so blickt häufig ein grosser Theil der Magenoberfläche allseitig frei in die Peritonealhöhle. Genaueres wird bei der Anatomie des Bauchfelles besprochen werden.

Dem Gesagten zu Folge ist die Befestigung des Magens eine sehr lockere und selbst im Falle sehr guter Ausbildung der beiden Bänder wird er weitgehende Lageveränderungen durchzumachen im Stande sein. So findet man ihn denn bald mehr longitudinal, bald durchaus quer gelagert. Bedingend hierfür ist vor Allem sein eigener Füllungszustand und das Volum der übrigen Organe der Leibeshöhle, nicht nur der Füllungsgrad der einzelnen Darmabschnitte, sondern auch beim Weibchen der Zustand der Ovarien und Oviducte.

3. Der Mittel- oder Dünndarm (*Intestinum tenue*).

3. Der Mittel- oder Dünndarm.

a) Form, Lage, Function.

An der Pyloruseinschnürung des Magens beginnt der Dünndarm, dessen Durchmesser erheblich hinter dem des Magens zurückbleibt, aber wieder weiter ist, als der der Pyloruseinschnürung selbst. Er stellt ein langes cylindrisches Rohr dar (genauere Angaben über die Länge s. oben S. 65), dessen durch zahlreiche und complicirte Faltenbildungen stark vergrösserte Schleimhaut in erster Linie eine resorptive Thätigkeit entfaltet. Verdauungsprocesse spielen sich in ihm ab unter der Einwirkung der Secrete der Leber und des Pankreas, die in den Anfangstheil des Dünndarmes ergossen werden; ob daneben auch durch das Secret des Darmes selbst verdauende Wirkungen ausgeübt werden, bleibe dahingestellt. Eigentliche Darmdrüsen fehlen; als secretorische Apparate der Darmschleimhaut kommen aber sehr zahlreiche Becherzellen in Frage; — für die übrigen zelligen Elemente ist diese Function nicht erwiesen. Der Transport des Speisebreies wird durch eine starke Muskelhaut des Darmes ermöglicht, deren Wirkung durch die Secrete, die sich in den Darm ergiessen, und so auch durch das schleimhaltige Secret der Becherzellen wesentlich unterstützt werden wird.

Der Dünndarm wendet sich sofort nach seinem Abgange vom

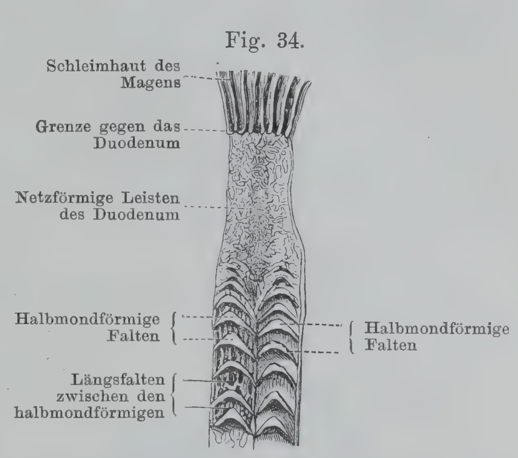
Magen wieder unter scharfer Abknickung (*Flexura duodenalis prima*) cranialwärts und zugleich nach links hin; bei der häufig anzutreffenden starken Schrägstellung des Magens, wobei der Pylorus direct nach rechts gekehrt ist, wendet sich der Anfangstheil des Dünndarmes direct nach links gegen die kleine Curvatur zurück. Er bildet so mit dem Magen zusammen eine Schlinge, in der die *Pars duodenalis* des Pankreas liegt und geht unter einer zweiten, cranialwärts und nach links convexen Krümmung (*Flexura duodenalis secunda*) in den übrigen Theil des Darmrohres über, der in der rechten Hälfte der Leibeshöhle eine Anzahl von Schlingen bildet, um dann in den Enddarm einzumünden. Der Anfangstheil des Dünndarmes, vom Magen bis jenseits der zweiten Curvatur, führt den Namen Duodenum; eine scharfe Grenze gegen den übrigen Dünndarm besteht aber nicht. In Folge der verschiedenen Länge des Dünndarmes (s. S. 65) sind die Schlingen desselben bei *Rana esculenta* zahlreicher als bei *Rana fusca*. Ihre Anordnung wird verschieden getroffen; meist liegen sie ohne ersichtbare Regel durch einander, doch fand ich auch gelegentlich sehr regelmässige spiralige Aufrollung, an die erinnernd, die der Darm der Froschlarve zeigt. Die Einmündung des Dünndarmes in den Enddarm erfolgt nahe der Mittellinie, doch ist bei der losen Befestigung aller Darmabschnitte die specielle Lagerung sehr variabel und von dem Füllungszustande des Magendarmcanales selbst, sowie beim Weibchen noch ganz besonders von dem Zustande der Ovarien und der Eileiter abhängig.

Die Einsenkung des Dünndarmes in den Enddarm erfolgt durchaus axial, d. h. der Enddarm ist die directe, allerdings erweiterte und scharf abgesetzte Verlängerung des Dünndarmes. Im Uebrigen liegt die Einmündungsstelle je nach der Lage des Enddarmes verschieden, meist rechts von der Mittellinie.

Die Wandung des Mitteldarmrohres ist sehr dünn und dadurch sehr scharf von der ausserordentlich dicken Magenwandung unterschieden. Bei stark contrahirtem Darm erscheint sie natürlich dicker und fester als in schlaffem Zustande. Die Innenfläche der Darmwandung zeigt ein in den einzelnen Abschnitten des Rohres verschieden gestaltetes System von Leisten und blattähnlichen Falten, durch die der Mangel eigentlicher Darmzotten compensirt wird. Sie können daher, nach Langer, als zottenähnliche Formationen betrachtet und als Zottenblätter und Zottenleisten bezeichnet werden. Ihre Anordnung lässt bei *Rana esculenta* eine bestimmte Gesetzmässigkeit

erkennen. In den Anfang des Dünndarmes strahlen die Längsfalten des Pylorus ein und gehen in ein Netz von Anfangs niedrigen Leisten, weiterhin höheren blattförmigen Erhebungen der Schleimhaut über, die unregelmässig unter einander zusammenhängen und ein System von grubenförmigen Einsenkungen zwischen sich fassen. Zwischen diesem Netzwerk von Leisten findet sich, in kurzer Entfernung vom Pylorus, die Einmündungsstelle des *Ductus choledochus*. In einer Entfernung von ca. $1^1/_2$ cm (*Rana esculenta* von 8 cm Rumpflänge) ändert sich diese gitterförmige Anordnung ziemlich plötzlich, und die höher gewordenen Schleimhautblätter ordnen sich zu zwei neben einander liegenden Systemen von Querleisten. Jede Querleiste stellt eine halbmondförmige, mit der Convexität magenwärts gerichtete Falte dar, deren freier Rand und taschenförmige Höhlung afterwärts schaut. Das Ganze erinnert am meisten an die Aorten- und Pulmonalklappen des menschlichen Herzens und auch ihre Wirkung bei der Fortschaffung des Speisebreies muss eine analoge sein, d. h. hier wie dort wird eine Rückstauung wie durch Taschenventile verhindert (Wiedersheim). Die beiden Querfaltensysteme des Dünndarmes fliessen unter spitzen, magenwärts offenen Winkeln zusammen und werden überall durch zahlreiche secundäre Falten, die in der Längsachse des Darmrohres oder auch netzartig verlaufen, unter einander verbunden (Fig. 34).

Fig. 34.



Endtheil des Magens und Anfangstheil des Dünndarmes, aufgeschnitten. Nach Wiedersheim, aus der I. Auflage.

Einige Centimeter vor der Mitte des Dünndarmes verliert das soeben beschriebene Faltensystem seinen regelmässigen Charakter; indem die quer verlaufenden Falten niedriger und spärlicher, die längs verlaufenden höher und zahlreicher werden, kommt es zunächst wieder zur Bildung eines unregelmässigen Netzwerkes, und dann, unter Verschwinden der Querfalten, zur Ausbildung dicht stehender Längsfalten, die unter mannigfachen Schlängelungen und Kräuselungen bis gegen den Enddarm hin verlaufen. Diese Längsfalten ziehen über den ringförmigen Schleimhautvorsprung an der Grenze des Dünn- und Dick-

darmes hinweg in den letzteren und gehen hier in das später zu beschreibende netzförmige Leistensystem über.

Die geschilderte Regelmässigkeit der Leisten und Blätter fehlt bei *Rana fusca.* Langer schildert die hier befindlichen Formationen der Schleimhaut geradezu als einen Uebergang zwischen *Rana esculenta* und Bufo, bei welch' letzterer Form wahre Zotten vorhanden sind. Es ist, nach Langer, zwar auch bei *Rana fusca* „im Duodenalstücke das System von Leistchen zu sehen, diese sind aber viel höher und so tief eingeschnitten, dass man auf die einzelnen hierdurch entfallenden Segmente ebenfalls die Bezeichnung Zotte anwenden kann. Weiter unten werden diese Zotten zu breiten quergestellten Blättchen, die nur durch sehr niedrige Längsleistchen in das fortlaufende Faltensystem einbezogen sind. Dann folgen, wie bei den anderen Geschlechtern, wieder die wellig hin- und hergebogenen Längsfalten, und im Rectum endlich tritt das auch bei den anderen vorkommende Gitterwerk auf". (Langer.)

b. Bau der Wandung des Dünndarmes.

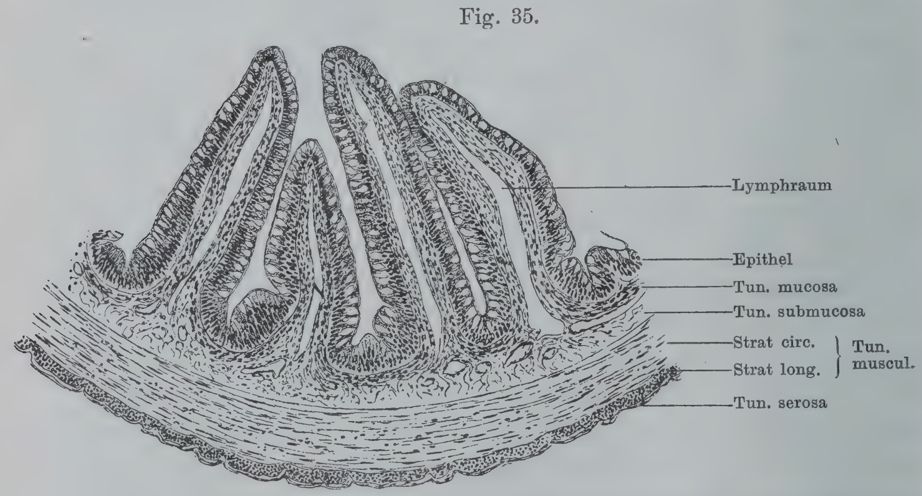
b) Bau der Wandung des Dünndarmes.

Die Wandung des Dünndarmes setzt sich zusammen aus: 1. *Tunica mucosa,* bestehend aus Epithel und *Stratum proprium*; 2. *Tunica submucosa*; 3. *Tunica muscularis;* 4. *Tunica serosa,* bedeckt mit dem Peritonealepithel.

1. Tunica mucosa.

Die verschiedenen Formen der Falten, die die Dünndarmschleimhaut bildet, wurden bereits besprochen. Darmzotten fehlen und werden eben durch jene

Fig. 35.



Querschnitt durch den Dünndarm von Rana esculenta. Vergrössert 100 fach. Vier Falten sind im Schnitt dargestellt.

Zotten ersetzt. Auch Drüsen sind im Froschdarm nicht vorhanden. Somit bleiben nur das Epithel und das *Stratum proprium* zu besprechen.

Das Epithel besteht aus zwei Arten von Zellen, die in einfacher Lage angeordnet sind: protoplasmatischen Cylinderzellen und Becherzellen. Die Cylinderzellen, die sehr lang und bald mehr pyramidenförmig, bald mehr pris-

matisch gestaltet, häufig mit einer der Lage des Kernes entsprechenden Anschwellung versehen sind, besitzen an ihrer dem Darmlumen zugekehrten freien Oberfläche den bekannten gestreiften Cuticularsaum. Derselbe bewahrt sowohl auf dem Kamme der Falten, wie in den Vertiefungen zwischen diesen überall fast das gleiche Aussehen und die gleiche Dicke (Bizzozero). An den Becherzellen, die sehr zahlreich zwischen den Cylinderzellen verstreut sind, unterscheidet Bizzozero vier Theile: den basalen Theil, den kernhaltigen Theil, das Schaltstück und die „Theca" (so bezeichnet Bizzozero das ganze obere Stück der Zelle selbst). Das Schaltstück ist besonders lang, wodurch die ganze Zelle eine beträchtliche Länge gewinnt; sein Protoplasma enthält immer mehrere Vacuolen. Der Vordertheil der Zelle ist verhältnissmässig klein und kurz und mit „Schleimkörnchen" angefüllt.

In Bezug auf diese Körnchen sei noch eine Angabe von Biedermann angeführt. Derselbe fand auch im Dünndarm des Frosches Zellen, deren Vordertheil im frischen Zustande fein gekörnt ist, andere, die gröbere Körner enthalten. Durch Reagentien lassen sich die meisten der gekörnten Zellen aufhellen und in Becherzellen umwandeln. Biedermann betrachtet somit die Körnerzellen als die Vorstadien der Becherzellen; die feingranulirten, die sich nicht ummodeln (bei Behandlung mit Reagentien), wären die jüngsten Entwickelungsformen. Die Umwandlungen scheinen sich auch hier nur langsam und allmählich zu vollziehen. Man findet oft Strecken der Schleimhaut, wo die Körnchenzellen fast gänzlich fehlen, und dafür helle Becher in Menge vorhanden sind (Biedermann 1887, S. 263).

Nicolas constatirte das Vorhandensein von Intercellularbrücken zwischen den Elementen des Darmepithels beim Frosch. (Die Anwesenheit eines besonderen, die Intercellularlücken gegen das Darmlumen abschliessenden Kittleistennetzes ist von Cohn für den Darm mehrerer Amphibien festgestellt worden, allerdings nicht gerade für Rana. Immerhin sei auf die Beobachtung hingewiesen.)

Nicolas hat ferner, in Bestätigung früherer Angaben von R. Heidenhain, auf das constante Vorkommen eigenthümlicher Einschlüsse im Darmepithel bei verschiedenen Wirbelthieren und so auch beim Frosch, aufmerksam gemacht, die aus Körnchen oder Kugeln von wechselnder Grösse bestehen und bestimmte Farbenreactionen zeigen. Nicolas hält sie für Producte (Secrete) der Zellen und glaubt, dass sie in Beziehung stehen zu den Resorptionsvorgängen: sie bilden das Substrat, an welchem sich die Substanzen (besonders die gelösten Fette) ablagern, die durch Imbibition in die Epithelzellen eindringen. Hinsichtlich des Genaueren muss auf die Originalarbeit von Nicolas verwiesen werden.

Mit Rücksicht auf die resorbirende Thätigkeit der Darmepithelien und die Frage nach den Vorgängen der Resorption überhaupt, deren Erörterung nicht mehr hierher gehört, sei nur kurz noch der seinerzeit Aufsehen erregenden Beobachtung von Thanhoffer gedacht, dass bei Fröschen mit durchschnittenen Rückenmarkswurzeln die Stäbchen der Darmepithelzellen eine lebhafte Bewegung zeigten. Bestätigt hat sich diese Beobachtung nicht.

Die Regeneration des Epithels ist ebenfalls von Bizzozero studirt worden, der zu folgenden Resultaten gelangte.

Die Protoplasmazellen vervielfältigen sich durch Mitose, und zwar werden Mitosen sowohl oberflächlich (oberhalb der Ebene, die den in Ruhe befindlichen Epithelkernen entspricht), als auch in dem tiefen Theil, fast in Berührung mit der Schleimhaut, gefunden. Die Vervielfältigung der Cylinderzellen veran-

lasst die Erzeugung junger Ersatzzellen, die hier und dort zwischen den Protoplasmazellen der Leisten und auch der Gruben zerstreut liegen. Nie bilden sie eine fortlaufende Schicht und viel weniger noch Subepithelialsprossen.

Die Becherzellen (die Bizzozero kurzweg Schleimzellen nennt) entstehen nicht durch Degeneration der gewöhnlichen Epithelzellen, sondern documentiren sich als specifische Elemente dadurch, dass schon ihre jungen Formen einen specifischen Inhalt besitzen. Die jungen Formen der Becherzellen liegen in der Tiefe der Epithelschicht und gelangen erst in einem vorgeschrittenen Stadium ihres Daseins mit ihrem schleimbereitenden Ende an die Oberfläche des Epithels. Die jungen Schleimzellen finden sich vorzugsweise in dem Epithel der Gruben zwischen den Leisten.

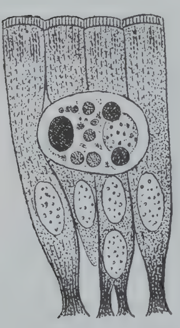
Wanderzellen im Epithel. Phagocyten. Pigmentzellen.

Zwischen den Epithelzellen des Froschdarmes sind zahlreiche Wanderzellen eingelagert, welche vorzugsweise (aber nicht ausschliesslich) zwischen den tiefen Enden der Epithelelemente liegen. Von den Wanderzellen haben einige ein feinkörniges Protoplasma, andere enthalten dagegen grosse Körnchen, die sich intensiv färben (Bizzozero).

Ausserdem finden sich noch häufig Zellen, die grösser sind als die Leukocyten und eigenthümliche Einschlüsse enthalten.

Ueber die Natur dieser Elemente gehen die Ansichten aus einander. R. Heidenhain, der sie 1888 beschrieb und ihre verschiedenen Einschlüsse durch combinirte Färbungen kenntlich machte, fasste sie als Phagocyten auf und ihre Einschlüsse als Reste „gefressener“ Leukocyten. Fig. 36 giebt eine Copie einer Heidenhain'schen Originalabbildung, in der freilich die bunte Färbung fehlt.

Fig. 36.



Phagocyt im Epithel des Froschdarmes. Nach R. Heidenhain.

Zu einer ganz anderen Auffassung dieser Gebilde kam Nicolas. Derselbe hält sie für Epithelzellen, in denen die Production der vorhin erwähnten normalen Einschlüsse sich rapid in der ganzen Masse des Protoplasmas vollzog und zum Tod der Zelle führte.

Dagegen kommt de Bruyne wieder zu dem Resultate, dass es sich allerdings um Phagocyten handle, und die Einschlüsse die Zerstörungsproducte von Zellen durch die Phagocyten darstellen. Die gleichen Gebilde finden sich auch im Bindegewebe der Mucosa.

Schliesslich ist noch eine besondere Art der Wanderzellen zu erwähnen, die auch im Epithel vorkommt und ausgezeichnet ist durch ihren Gehalt an Pigment. Oppel hat 1889 die älteren, auf sie bezüglichen Literaturangaben zusammengestellt, und dazu selbst constatirt, dass sie stets nur am unteren Ende des Mitteldarmes, kurz vor Beginn des Enddarmes, vorkommen. Sie enthalten das Pigment in Form kleinerer und grösserer gelblicher Körnchen.

Das *Stratum proprium* der Mucosa ist ein sehr kernreiches, dichtes Bindegewebe; die Kerne finde ich meist länglich und mit ihrer Längsachse der Schleimhaut parallel gestellt. Das Gewebe ist also ringförmig angeordnet, im Gegensatz zu der *Tunica submucosa*. Ueber Existenz oder Fehlen einer *Muscularis mucosae* im Dünndarm des Frosches lauten die Angaben verschieden. Valatour, dessen Angaben, trotzdem sie aus dem Jahre 1861 stammen, zu den zuverlässigsten gehören, und der die *Muscularis mucosae* des Froschmagens völlig

richtig beschrieb, vermochte eine solche Schicht im Froschdarm nicht zu finden. Dagegen beschreibt Langer in der Schleimhaut eine submucöse Schicht, dann eine dünnere Lage, „in welche glatte Faserzellen als *Muscularis mucosae* eingebettet sind", schliesslich eine „mit dicht eingelagerten Lymphkörperchen ähnlichen Gebilden ausgestattete" Schicht (Adenoidschicht der Mucosa). Auch Grimm beschreibt in der Mucosa des Darmes von *Rana temporaria* spärliche längs verlaufende glatte Muskelzellen. Ich habe mich von der Existenz derselben bisher nicht überzeugen können; auch auf der von Oppel (1897) gegebenen Abbildung (l. c. Fig. 154) ist nichts derartiges vermerkt. Schliesslich spricht auch R. Heidenhain von den „muskellosen Zotten" des Froschdarmes (1888). Mucosa und Submucosa setzen sich aber durch Charakter und Anordnung ihres Bindegewebes von einander ab. An der Grenze beider finden sich die Blutgefässstämmchen und der Lymphgefässplexus, doch so, dass die grösseren Blutgefässe von den Lymphnetzen überlagert werden (Langer).

Auch im Bindegewebe der Schleimhaut werden die beiden Leukocytenformen angetroffen, die auch im Epithel sich finden; und ebenso die vorhin geschilderten Phagocyten (de Bruyne) und die Pigmentzellen.

2. Tunica submucosa.

Die Submucosa wird gebildet durch eine ziemlich dicke und kräftige bindegewebige Schicht, in der die Kerne erheblich spärlicher sind als in der Mucosa, und in der ferner die Bindegewebsbündel auf dem Darmquerschnitt ebenfalls quer getroffen sind, so dass ihnen eine in der Hauptsache longitudinale Verlaufsrichtung zukommen muss. Gegen die Muscularis ist die Submucosa scharf begrenzt. Dass auf der Grenze gegen die Mucosa die Blut- und Lymphgefässe liegen, ward schon oben erwähnt.

3. Tunica muscularis.

Die Musculatur des Froschdarmes besteht aus einer sehr dicken und kräftigen inneren circulären, und einer sehr viel dünneren äusseren longitudinalen Schicht. Zwischen den glatten Muskelzellen findet sich reticuläres Gewebe (de Bruyne).

4. Tunica serosa.

Aussen von der longitudinalen Muskelschicht folgt noch eine schmale, aber feste Bindegewebsschicht, die schliesslich mit dem Peritonealepithel bekleidet ist.

c) Innervation des Dünndarmes.

c) Innervation des Dünndarmes.

Der Mitteldarm enthält einerseits in seinen Wandungen eine grosse Anzahl eigener gangliöser Apparate und bekommt ferner Nervenfasern, die fast ausschliesslich durch selbstständige Aeste des Grenzstranges des Sympathicus an ihn herantreten. Letztere wurden im zweiten Theil (S. 225) als *Nn. splanchnici* beschrieben.

Neben diesen muss, jedoch nur für den obersten Abschnitt des Dünndarmes, auf Grund physiologischer Experimente, ein Uebertreten feiner Fäden des *N. vagus* vom Magen her angenommen werden.

Was zunächst die Wirkung und Bedeutung der peripheren, von aussen her an den Mitteldarm herantretenden Nerven anlangt, so ist Folgendes darüber ermittelt.

Der *N. vagus* hat auf den vordersten Theil des Mitteldarmes analoge Wirkungen wie auf den Vorderdarm: er führt Fasern, die eine Erregung, und

solche, die eine Hemmung der motorischen Centra bewirken. Der erregende Einfluss äussert sich in dem bei Vagusreizung manchmal zu beobachtenden Uebergreifen der peristaltischen Bewegungen vom Magen her auf den obersten Dünndarmabschnitt. Der normaler Weise bestehende tonische Hemmungseinfluss des Vagus auf den vordersten Darmabschnitt, der von der *Medulla oblongata* her wirksam ist, kommt zum Ausdrucke in der starken Erregbarkeitssteigerung des betreffenden Darmabschnittes nach Entfernung der *Medulla oblongata* oder Durchschneidung beider *Nn. vagi* (s. Steinach, 1898).

Bei Weitem die Hauptbedeutung für den Darm besitzen aber die *Nn. splanchnici*. Einige von den in ihnen verlaufenden Fasern sind nach Herkunft und Wirkung genauer bekannt.

Visceromotoren. Die Versuchsreihen von Steinach und Wiener haben auch für den gesammten Mitteldarm des Frosches (wie für den Vorderdarm) die Wirkungslosigkeit der ventralen Spinalnervenwurzeln ergeben. Die visceromotorischen Fasern für den Mitteldarm entstammen vielmehr aus den dorsalen Spinalnervenwurzeln, und zwar aus denen des 5., 6. und 7. Spinalnerven. Von hier aus gelangen sie durch die *Rami communicantes* in den Grenzstrang des Sympathicus, den sie durch die *Rr. splanchnici* wieder verlassen, um zu den peripheren Ganglien des Darmtractus zu verlaufen.

Vasoconstrictoren. Reizung des Stammes des Spinalis VI, central vom Abgang des *R. communicans*, hat Gefässcontraction im oberen Dünndarmabschnitt zur Folge, Reizung des *N. spinalis VII* (an gleicher Stelle): Gefässcontraction in den unteren zwei Dritteln des Dünndarmes (Waters).

Was das fernere Verhalten der Nerven im Dünndarm anlangt, so unterscheidet E. Müller, der dasselbe neuerdings mit der Golgi'schen Methode untersuchte, drei nervöse Plexus der Darmwand: einen subserösen, einen musculären (Auerbach's *Plexus myentericus*) und einen submucösen (Meissner's *Plexus submucosus*).

Von dem *Plexus myentericus* gehen reichlich Bündel feiner Nervenfäden in die Muskellager hinein, theils um hier zu enden, theils um sie nur zu durchsetzen und sich mit dem subserösen und dem submucösen Plexus zu vereinen. In den Muskellagern sind die Nervenfäden ungeheuer zahlreich; sie vertheilen sich in feinere Zweige, die sich mit einander verflechten, ohne aber jemals wirkliche Anastomosen einzugehen. Schliesslich gehen aus diesem Netzwerk, mit seinen grösseren und kleineren Maschen und gröberen und feineren Balken, feine Nervenfäden hervor, die gewöhnlich parallel mit den Muskelzellen verlaufen. Diese verzweigen sich auf eine sehr typische Weise, und die Zweige in dieser Endarborisation endigen als freie Fäden, sich mit dem Protoplasma der Muskelzellen in Verbindung setzend (E. Müller).

Was den *Plexus submucosus* anlangt, so wird es in der erwähnten Abhandlung von E. Müller nicht ganz klar, auf welches Object sich die Angaben beziehen; der Froschdarm scheint dieses Object aber nicht zu sein.

Drasch beschreibt in den „Zotten“ des Froschdarmes einen Plexus im Parenchym, der grobmaschig und mit spärlichen Ganglienknoten versehen ist. Die Fasern verlaufen lange Strecken, ohne Zweige abzugeben, wenigstens gelang es Drasch nicht, jene feinen Fibrillen zur Ansicht zu bringen, welche die Zottennerven der Säugethiere aufweisen. (Ueber die Nervenplexus des Enddarmes hat Klein gehandelt; s. Enddarm. Die Specialarbeit über den Auerbach'schen Plexus des Frosches, von Ramón y Cajal, war mir nicht zugängig.)

d) Gefässe des Darmes (incl. Lymphgewebe).

d) Gefässe des Darmes (incl. Lymphgewebe).

α) Blutgefässe des Darmes.

Die Arterien des Dünndarmes entstammen alle der *A. mesenterica anterior* (Ast der *A. intestinalis communis*); Anastomosen bestehen am Pylorus mit den Magenarterien (*A. gastrica ventralis*) und am Rectum mit der *A. mesenterica posterior*.

Die Venen sammeln sich in *Vv. intestinales*, die *V. duodenalis posterior* und die *V. duodenalis anterior* (die zunächst in die *V. gastro-duodenalis* mündet); alle gelangen zur *V. portae hepatis*.

Das weitere Verhalten der Gefässe und ihrer Verzweigungen gebe ich nach der Darstellung von C. Langer (1866).

Die Arterien wie die Venen verlaufen zwischen den Platten des Mesenteriums in Begleitung der hier befindlichen röhrenförmigen Ausläufer des *Sinus subvertebralis*, doch werden nur die Arterien wirklich in diese Räume aufgenommen, während die Venen bloss an die Wände gelöthet sind (Langer). Die Arterien werden innerhalb der Räume durch sehr zahlreiche Fäden und Balken festgehalten. Am Darm bilden die Arterien und Venen mehr oder weniger weit gespannte Arcaden (Theil II, Figg. 98 und 127), von denen aus die Stämmchen in querer Richtung zum Darm ziehen, um sich hier zu verzweigen. Die Arterien werden nie von zwei Venen begleitet, und die Venen halten sich nicht constant an den Verlauf der Arterien.

Die Astfolge ist eine doppelte, eine, die gleich Anfangs durch die Muscularis zur Schleimhaut geht, und eine oberflächliche, die in der Subserosa liegt, daselbst zu einem Theile in Capillaren zerfällt, zum anderen Theile zwar auch, aber erst nach längerem oder kürzerem Verlaufe in die Tiefe gelangt, und mit der erst abgehenden zur Schleimhaut kommt. Es giebt daher am Froschdarm ein doppeltes capillares Blutgefässsystem, ein subseröses und eines für die Schleimhaut.

Das subseröse Netz bildet längliche, unregelmässige, viereckige Maschen und wird von Gefässchen erzeugt, die am ausgedehnten Darm beinahe rechtwinklig von den Stämmen abgehen und unter einander zusammentreten.

Die durch die Muscularis in die Submucosa dringenden Gefässe vertheilen sich hier noch weiter, wobei sie, je kleiner die Zweige werden, desto näher an die Schleimhautoberfläche heranrücken. Auch in dieser Sphäre sind Arterien und Venen nicht unmittelbar an einander gebunden, ebenso wie auch deren Ramificationen mit einander nicht vollständig correspondiren.

Mit diesem vorcapillaren Gefässsysteme hängt dann das eigentliche capillare System (das intermediäre Röhrensystem Langer's) zusammen, das in dem *Stratum proprium* der Mucosa ein Netzwerk mit unregelmässigen vier- bis fünfeckigen Maschen bildet. Es findet sich in den Blättern und Leisten der Schleimhaut, wie auch in den Vertiefungen zwischen diesen. Jedes Zottenblatt enthält eine doppelte Capillarschichte, je eine längs jeder Blattfläche. Am freien Rande der Falte treten die zwei Schichten dadurch zusammen, dass die von beiden Flächen herankommenden Capillaren in ein längs dem Saume fortlaufendes Gefässchen einmünden. In kleineren Schleimhautleistchen, welche eben nur die äussersten Zweigchen der Vorcapillaren für ihr Netz beanspruchen, sind diese Zweigchen in das Netz selbst mit aufgenommen; in grösseren Zottenblättern aber sind eigene arterielle und venöse Stämmchen vorhanden, die an der Basis

des Zottenblattes so lange von dem Capillarnetz umlagert werden, bis sie sich nach Abgabe von seitlich abgehenden Aestchen, also dem Saume des Zottenblattes schon genähert, vollständig auflösen und mit ihren Endzweigchen wieder in das Netz eintreten. In der unteren, mit Längsfalten versehenen Hälfte des Dünndarmes gelangen die vorcapillaren Stämmchen in beinahe querer Richtung an die Falten. Die Capillaren bilden mehr längliche Maschen.

β. Lymphgefässe des Darmes.

Die Lymphgefässe des Darmes gelangen alle, wie schon Panizza und Rusconi gezeigt haben, in den grossen *Sinus subvertebralis*, der im zweiten Theil, S. 520 ff., ausführlich geschildert wurde. Von diesem grossen einheitlichen Raum gehen zwischen die *Laminae mesenteriales* Fortsetzungen, die Anfangs weit sind und die Blutgefässe durch sich hindurchtreten lassen, weiterhin aber enger, schliesslich röhrenförmig werden. Nach Langer treten an das Jejunum und Ilium etwa 15 solcher Röhren in radiärer Richtung und werden daselbst wieder durch ein Bogengefäss, den *Sinus longitudinalis* Langer's, zusammengefasst, der längs des Gekrösansatzes hinläuft.

Durch die radiär ausstrahlenden Ausläufer des *Sinus subvertebralis* wird das Mesenterium in bald grössere, bald kleinere, annähernd dreieckige Sectoren getheilt, in welchen stellenweise kleinere Arterien und Venen, stets dagegen zu einem langmaschigen Netzwerk verbundene Blutcapillaren verlaufen. Auch ein feines Lymphgefässnetz findet sich in diesen Gebieten, das eine sehr variable Anordnung zeigt (v. Recklinghausen).

Am Duodenum liegen die Verhältnisse eigenartig, da auch das Verhalten des Peritoneums hier ein anderes ist, als am übrigen Mitteldarm. Hier schiebt sich eine röhrenförmige Fortsetzung des *Sinus subvertebralis*, die als *Processus pancreatico-duodenalis* bezeichnet werden kann, zwischen dem Duodenum und der *Pars duodenalis* des Pankreas gegen den Magen hin bis zum Pylorus, nur unterbrochen durch zahlreiche Fäden, die zwischen dem Pankreas und dem Duodenum ausgespannt sind und den Sinus durchsetzen. Ausserdem liegen die *A. intestinalis prima* und die *V. gastro-duodenalis* in dem Sinus. Längs des Darmes steht dieser *Processus pancreatico-duodenalis* des *Sinus subvertebralis* in Verbindung mit dem *Sinus longitudinalis*, während er am Pylorus mit den Lymphgefässen des Magens zusammenhängt. Die röhrenförmigen Ausläufer des *Sinus subvertebralis* halten sich während ihres Verlaufes zum Darm ebenfalls an die Blutgefässe, nehmen aber, wie oben schon bemerkt, von diesen nur die Arterien in sich auf, während die Venen, bloss an die Wände gelöthet, darin fortlaufen. Ebenso ist es noch am *Sinus longitudinalis*, und überall werden die Arterien durch zahlreiche, die Lymphräume durchsetzende Balken und Fäden, in diesen Räumen festgehalten (Langer).

Die nun folgende Darstellung des feineren Verhaltens ist, wo nichts Anderes bemerkt, durchaus, und zum Theil wörtlich, nach C. Langer gegeben.

Die aus dem *Sinus longitudinalis* abgehenden Lymphgefässstämmchen nehmen beim Uebertritt auf den Darm einen quer auf die Achse desselben gerichteten Verlauf. Sie entstehen meist paarig und schliessen sich an die Arterien an, die sie zwischen sich nehmen und mit den zahlreichen, zwischen ihnen ausgespannten Queranastomosen förmlich umspinnen. Die Venen verlaufen zum Theil frei, ohne begleitende Lymphgefässe. In das Innere eines Lymphraumes ist somit jenseits des *Sinus longitudinalis* kein Blutgefäss mehr aufgenommen.

Entsprechend den beiden Ramificationsgebieten der Blutgefässe bilden auch

die Lymphgefässe zwei Bezirke: einen subserösen und einen mucösen. Der subseröse ist der kleinere, der mucöse der bei weitem geräumigere. Beide stehen mit einander in Communication, schon durch die *Rami perforantes* der oberflächlichen Stämmchen, die theils gleich am Gekrösansatze, theils erst später mit der Arterie durch die Muscularis in die Tiefe dringen. Doch scheinen beide Systeme in gewisser Beziehung unabhängig von einander zu sein.

Eingeschaltet sei hier, dass v. Recklinghausen nur die grösseren Stämmchen des subserösen Netzes in die Subserosa verlegt, die mittleren und kleineren dagegen zwischen der longitudinalen und der circulären Musculatur des Darmes verlaufen lässt. Langer erklärt, dass er sich durch Durchschnitte, nach Injection der Lymphräume, von der durchaus subserösen Lage des Netzes überzeugt habe. Von früheren Autoren haben Panizza, Rusconi und Auerbach das subseröse Netz des Froschdarmes gesehen; Auerbach verlegt es, wie Langer, durchaus in die subperitoneale Schicht.

Der weiteren Darstellung von Langer entsprechend besteht das subseröse Lymphgefässnetz aus feinen Röhrchen, die, bald mehr gestreckt, bald mehr gewunden, unter rechten oder spitzen Winkeln von einander abgehen, je nach dem Contractionszustande des Darmes. Das Netz bildet viereckige Maschen. Nach Langer ist es nicht zu bezweifeln, dass diese Röhrchen ebenso an die Grenze des Lymphgefässsystems verlegt sind, wie die Blutcapillaren an jene des Blutgefässsystems, und dass sie daher wahre Lymphcapillaren vorstellen.

Das Lymphgefässnetz der Schleimhaut ist zunächst ein submucöses; es liegt in der oberflächlichsten Schicht des submucösen Bindegewebes, wird also von der eigentlichen Mucosa und dem mucösen Blutcapillarnetz überlagert. Die Lymphgefässe der Schleimhauterhabenheiten sind nur Fortsetzungen dieses Netzes. Auf die bedeutende Weite der submucösen Lymphgefässe hat v. Recklinghausen aufmerksam gemacht.

Alle Falten und Leisten der Schleimhaut werden von den Lymphwegen in Gestalt eines Netzes durchzogen. Variabel in der Dicke der Röhrchen, je nach dem Abschnitte der Zottenfalte, bleibt sich das Netz darin constant, dass es eng geschürzt ist. Aus dem groben submucösen Lymphgefässnetze treten grössere und kleinere Röhrchen, von der Basis zu dem Saume verlaufend, in die Zottenblättchen. Durch zahlreiche Anastomosen kommt es auch da zur Bildung eines sehr engmaschigen Netzes, welches am Zottensaume in einem randständigen, fortlaufenden Röhrchen abgeschlossen wird. Die Lymphgefässe reichen nicht weiter gegen die Oberfläche, als bis an die Blutgefässcapillaren; diese hüllen somit das Ganze ein. Das Netz durchzieht die Zottenfalte auch räumlich; die grösseren Lymphröhrchen kommen dabei ins Innere der Falte zu liegen und werden von dem feineren Netze umlagert. Wo „Nebenplättchen" an den Falten vorhanden sind, sendet das Netz Fortsetzungen auch in diese hinein.

Die gegebene Schilderung gilt sowohl für *Rana esculenta* wie für *Rana fusca*; der Unterschied zwischen beiden Arten liegt nur in der Grösse der betheiligten Röhrchen, indem bei *Rana fusca* die feinsten Lymphröhrchen nicht viel grösser sind, als prall injicirte Blutcapillaren derselben Localität, während sie bei *Rana esculenta* etwas grössere Durchmesser zeigen. Entschieden zahlreicher sind bei *Rana esculenta* die stärkeren Röhren vertreten, die selbst dreimal das Caliber der Blutgefässe übertreffen, wodurch das auffällig Grobe und Unregelmässige an diesen Netzen zu Stande kommt.

Der auf dem Durchschnitt einer Falte sichtbare Lymphraum scheint stets ein Ganzes zu bilden; nur dann, wenn der Schnitt schief ging und ein Stück

nach der Fläche von dem Zottenblatt ablöste, kommt das Netz zum Vorschein. Die grossen einheitlichen Lymphräume werden häufig von queren oder auch von longitudinalen, mit Seitenzweigen versehenen Ausläufern versehen. (Da sich der Durchschnitt eines einheitlichen Raumes auch an nicht injicirten Schleimhautfalten findet, an denen ein Zerreissen etwa vorhanden gewesener Balken nicht hat stattfinden können, so muss man doch wohl annehmen, dass in der That in den Falten ein central gelegener, mehr einheitlicher Lymphraum besteht, der erst nach den beiden Grenzflächen hin in ein engmaschiges Netz übergeht, s. Fig. 35. — G.)

Die auf Durchschnitten beruhenden Angaben, die Langer über die Beziehungen der Baucomponenten der Zottenblätter und -leisten zu den Lymphräumen macht, dürften nicht ohne Weiteres hinzunehmen sein. Langer nimmt, wie schon bei Betrachtung des Schleimhautbaues erwähnt wurde, die Existenz einer *Muscularis mucosae* zwischen der Submucosa und der eigentlichen Mucosa, die er als Adenoidschicht bezeichnet, an. Beide Schichten setzen sich nach ihm auch in die Blätter und Leisten hinein fort; in der unter dem Epithel ausgebreiteten Adenoidschicht sollen die Blutcapillaren untergebracht sein und unter diesen, zwischen ihnen und den Lymphgefässen, die dünne Lage platter Muskelzellen. Die Muskellage soll somit die sichtbare Grenzschichte der Lymphwege bilden, aber nicht nur deren Netz als Ganzes umgeben, sondern auch, in Balken aufgelöst, in alle Lücken des Netzes eindringen, ganz in der Art, wie die Trabekel eines Schwellkörpers.

Ein solches Verhalten würde natürlich die Fortbewegung des Chylus und der Lymphe aus den Räumen des Blätter- und Leistenparenchymes sehr leicht verständlich machen; indessen ist es mir doch fraglich, ob die Darstellung correct ist. Ich habe mich von der Anwesenheit einer *Muscularis mucosae* nicht überzeugen können und kann dieselbe noch nicht als wirklich nachgewiesen erachten.

Das Verhalten der Lymphräume in dem unteren Abschnitt des Dünndarmes, wo sich longitudinale Schleimhautfalten finden, ist principiell das gleiche, wie im Gebiet des oberen Dünndarmabschnittes, aber leichter demonstrirbar wegen der grösseren Abstände der Schleimhautfalten. Auch hier setzt es sich in die Schleimhauterhabenheiten fort, und bildet enge, aber mehr lineare Spalten, die nach der Länge der Falten geordnet sind (Langer).

Lymphgewebe und Lymphzellen.

Verschiedentlich finden sich in der Literatur Angaben über das Vorkommen von Anhäufungen lymphatischen Gewebes oder einzelnen lymphatischen Elementen in der Darmwand des Frosches. v. Recklinghausen fand wiederholt, aber nicht constant, follikelähnliche Körper, d. h. rundliche, etwa 0,5 mm dicke, dichte Zellanhäufungen in der Darmschleimhaut; nach Silberimprägnation konnte er einmal an einem solchen Körper ein Epithel, ähnlich dem der Lymphgefässe, erkennen. Cuénot beschrieb flächenhafte Ausbreitungen von Lymphzellen im Schleimhautbindegewebe von Bufo; Grünhagen schliesslich constatirte auch bei Rana in der Mucosa des Darmes Zellanhäufungen, die er als den Darmnoduli der höheren Wirbelthiere entsprechend ansieht.

Daneben sei aber noch einmal auf das isolirte Vorkommen von Wanderzellen, Phagocyten und Pigmentzellen in der Mucosa (einschliesslich des Epithels) und der Submucosa, hingewiesen (siehe die Angaben über ihr Vorkommen im Epithel).

e) Verhalten des Dünndarmes zum Peritoneum.

e) Verhalten des Dünndarmes zum Peritoneum.

Der Dünndarm ist zum grössten Theil seiner Länge an das Mesenterium angeheftet, und, da dasselbe lang ist, einer freien Beweglichkeit fähig. Das Mesenterium reicht aber proximalwärts nicht bis zum Magen; der Anfangstheil des Dünndarmes hat keine Beziehungen mehr zu ihm. Diesem liegt an der dem Magen zugekehrten Seite die *Pars duodenalis* des Pankreas an, getrennt durch den *Processus pancreatico-duodenalis* des *Sinus subvertebralis.* Von hier zum ventralen Umfange des Magens spannt sich, mehr oder minder vollständig, das *Ligamentum hepato-gastro-duodenale* aus. Dem vom Magen abgekehrten Umfang des Duodenums liegt der Peritonealüberzug eng an. Genauer werden diese Verhältnisse bei der Anatomie des Bauchfelles zur Sprache kommen.

4. Der End- oder Dickdarm (*Intestinum crassum*; *Rectum*).

4. Der End- oder Dickdarm.

a) Allgemeines Verhalten, Lage, Function.

a) Allgemeines Verhalten, Lage, Function.

Der Enddarm ist ein kurzer Darmabschnitt, der caudal in die Cloake einmündet. Die Einmündung des Dünndarmes in ihn erfolgt der Hauptsache nach axial, d. h. die Achse des Enddarmes setzt die des Dünndarmes fort, doch pflegt der Anfangstheil des Enddarmes als ein kleines, dorsal von der Einmündungsstelle des Dünndarmes befindliches Coecum ausgebildet zu sein. Der Caliberunterschied zwischen dem Dünn- und dem Enddarm ist gerade an der Einmündungsstelle beträchtlich, so dass sich beide Theile scharf von einander abgrenzen. Gegen die Cloake hin wird der Enddarm wieder enger. Seinem ventralen Umfang ist im hinteren Abschnitt die Blase eng verbunden. Was die Lage des Enddarmes anlangt, so finde ich die Einmündungsstelle des Dünndarmes, also das vorderste Ende des Rectums, meist rechts von der Mittellinie gelagert.

Nach Eimer kommt auch dem Enddarm des Frosches eine resorptive Function zu.

Die Wandung des Enddarmes ist dünn. Ihr Inneres lässt bestimmt angeordnete Falten und Leisten erkennen. Wie oben schon geschildert, finden sich im letzten Abschnitt des Dünndarmes Längsfalten, die sich über den ringförmigen Schleimhautwulst an der Iliorectalgrenze in das Rectum hinein fortsetzen. Hier gehen sie im Anfangstheil des Rectums in ein sehr engmaschiges Netzwerk von feinen Leistchen über, zwischen denen kleine rundliche Grübchen der Schleimhaut bleiben. Gegen die Mitte des Enddarmes treten wieder parallel ziehende Längsfalten auf und diese setzen sich fort bis zum hintersten Cloakenende; ja, sie ziehen sich auch in die Harnblase hinein. (Die Cloake wird später in einem besonderen Abschnitt besprochen werden.)

b) Bau der Wandung des Enddarmes.

b) Bau der Wandung des Enddarmes.

Die Wandung des Enddarmes zeigt die gleichen Schichten, wie die des Dünndarmes: *Tunica mucosa, Tunica submucosa, Tunica muscularis, Tunica serosa.*

1. Tunica mucosa.

Das Epithel des Enddarmes besteht aus einer einfachen Lage hoher Cylinderzellen, an denen ein niedriger Cuticularsaum zu erkennen ist. Becherzellen sind in den mir vorliegenden Schnitten durch das vordere Ende des Rectums von *Rana esculenta* auffallend spärlich vertreten; gegen die Cloake hin sind sie reichlicher vorhanden. Haslam (englische Ausgabe der „Anatomie des Frosches") giebt an, dass er in einer vollständigen Serie durch das Rectum einer *Rana esculenta* nicht eine einzige Becherzelle gefunden habe, und vermuthet, dass die Zahl derselben mit der Jahreszeit und dem Zustand der Verdauung schwankt. Das *Stratum proprium* der Mucosa ist eine sehr dünne Schicht und verhält sich wie im Dünndarm.

2. Tunica submucosa.

Diese bietet nichts Bemerkenswerthes gegenüber dem Verhalten im Dünndarm.

3. Tunica muscularis.

Die Muskelhaut des Enddarmes besteht, wie die des Dünndarmes, aus zwei Lagen, einer sehr kräftigen circulären Schicht und einer erheblich dünneren longitudinalen Schicht.

4. Tunica serosa.

Die Serosa wird durch eine sehr dünne Bindegewebslage repräsentirt, die aussen, so weit die Oberfläche des Rectums in die Bauchhöhle blickt, mit dem Peritonealepithel überzogen ist.

c) Innervation des Enddarmes.

c) Intervation des Enddarmes.

Zum Enddarm gelangen directe Aeste aus dem Grenzstrange des Sympathicus und ferner Aeste aus dem *Plexus ischio-coccygeus* (*Rr. rectales*; s. Th. II, S. 213).

Im Gegensatz zu dem Vorder- und Mitteldarm, auf die die ventralen Nervenwurzeln keinen motorischen Einfluss besitzen, wird der Enddarm sowohl von dorsalen, wie auch von ventralen Wurzelfasern motorisch innervirt. Es wirken, nach Steinach und Wiener, auf den Enddarm Bewegung erzeugend sowohl die dorsalen, wie die ventralen Wurzeln der *Nn. spinales VII* und *VIII.*

Gefässcontraction am Rectum beobachtete Waters nach Reizung des Stammes des *N. spinalis VIII.*

Was das feinere Verhalten der Nerven anlangt, so sind auch im Enddarm ein *Plexus myentericus* und ein *Plexus submucosus* zu unterscheiden.

Der *Plexus myentericus* des Froschenddarmes wurde von Klein speciell behandelt. Er besteht aus verschieden starken, bandähnlichen Nervenzweigen, die innerhalb einer besonderen Scheide eine verschiedene Anzahl Nervenfasern enthalten. Die Zweige kreuzen sich vielfach und bilden so ein complicirtes Maschenwerk. Klein beschreibt nun zwei verschiedene Arten von Nervenzellen dieses Plexus. Die ersten liegen, isolirt oder in Gruppen, innerhalb der Stämme des Plexus, an den Kreuzungsstellen, wo ein Faseraustausch zwischen den einzelnen Bündeln stattfindet. Diese Zellen sind von verschiedener Grösse, besitzen

einen grossen, im Allgemeinen runden, scharf begrenzten Kern, mit einem oder zwei Kernkörperchen. Die kleineren Zellen scheinen nur einen Fortsatz zu besitzen, der von der Zelle zwischen die Fibrillen des Nervenstammes verfolgt werden kann. Die grösseren sind multipolar, entweder mit einer Anzahl feiner Fortsätze versehen, oder, was häufiger ist, mit einem starken und mehreren feineren Fortsätzen. In vielen Fällen fand Klein um diese Zellen und ihre Ausläufer herum eine besondere Kapsel.

Die zweite Kategorie von Nervenzellen liegt innerhalb der Maschen, die von den Stämmen des Plexus gebildet werden, also zwischen den Stämmen und nicht in ihnen. Sie sind viel grösser als die zuerst erwähnten und multipolar; besitzen einen oder zwei dicke und eine Anzahl kurzer und dünner Fortsätze. Meist sind auch die Fortsätze verzweigt. Die gewöhnliche Form der Zellen ist oblong, an beiden Seiten mit einem dicken langen Fortsatz versehen. Gewöhnlich sind sie isolirt, liegen im Centrum der Masche oder einem der begrenzenden Stämme genähert. Jede dieser Ganglienzellen ist durch wenigstens einen Fortsatz mit einem Nervenstamm des Plexus verbunden. Die übrigen Fortsätze sind von zweifachem Charakter: die einen tauchen nach längerem oder kürzerem Verlaufe zwischen die Muskelfasern; die anderen, gewöhnlich die längeren, breiten sich in eine dünne Platte von unbestimmt fibrillärer Substanz aus, die einen Kern enthält. Ueber ihre Bedeutung blieb Klein im Unklaren.

In sehr wenigen Stämmen des Nervenplexus fand Klein markhaltige Nervenfasern; eine Beziehung zwischen ihnen und den Ganglienzellen konnte nicht constatirt werden.

Ueber die Nerven der Schleimhaut des Enddarmes liegen specielle Angaben nicht vor.

d) Gefässe des Enddarmes.

d) Gefässe des Enddarmes.

α) Blutgefässe.

Die Arterien des Enddarmes stammen von verschiedenen Gebieten, nämlich: aus den *Aa. haemorrhoidales anteriores* (*A. mesenterica anterior*), aus der *A. haemorrhoidalis media dorsalis (A. mesenterica posterior)*, aus der *A. haemorrhoidalis media ventralis* (*A. epigastrico-vesicalis*) und aus der *A. haemorrhoidalis posterior* (*A. pudenda anterior*). Von diesen Gefässen stammen die *Aa. haemorrhoidales anteriores* und die *A. haemorrhoidalis media dorsalis* von den unpaaren Eingeweideästen (d. h. von der *A. mesenterica anterior*, einem Ast der *A. intestinalis communis* und der *A. mesenterica posterior*) der *Aorta abdominalis;* eins, nämlich die *A. haemorrhoidalis media ventralis*, aus der *A. iliaca communis*, und eins (*A. haemorrhoidalis posterior*) aus der *A. ischiadica.*

Die Venen gelangen ebenfalls zu verschiedenen Gefässen. Die Hauptmasse des Blutes geht in die Pfortader, und zwar auf zwei Wegen: durch die *V. haemorrhoidalis anterior* direct, und durch die *Vv. haemorrhoidales mediae* indirect, durch die *Vena lienalis* (Theil II, S. 415). — *Vv. haemorrhoidales posteriores* gehen in die *Vv. pudendae* und durch diese in die *V. ischiadica.*

Schliesslich bestehen Anastomosen mit den Blasenvenen (*Vv. vesicales*), die in die *V. abdominalis* gehen. Beim Weibchen sind Anastomosen der Mastdarmvenen mit den Venen der Eileiter vorhanden (Theil II, S. 415 und 420). Das feinere Verhalten der Gefässe ist von Langer beschrieben worden, der Folgendes findet.

Auch am Enddarm ist ein subseröses und ein für die Schleimhaut bestimmtes Blutcapillarsystem vorhanden. Das subseröse Netz bildet wie am

Dünndarm länglich viereckige Maschen. Die Capillaren der Schleimhaut bilden in den netzförmig zusammentretenden niedrigen Leistchen ein Netz mit schmalen länglichen Spalten; von diesem geht aber in den Grund der rundlichen Grübchen ein Netz mit mehr rundlichen Maschen ab, das mit dem Randnetze in den Leistchen um jedes Grübchen ein in zierlicher Form geflochtenes Körbchen darstellt. Die grösseren zu- und ableitenden Gefässe verlaufen an den Ansatzstellen der Leistchen.

β) Lymphgefässe.

Das Verhalten der grösseren Lymphräume in der Umgebung des Rectums wurde im zweiten Theil geschildert. Am Dorsalumfang des Rectums findet sich beim Männchen zwischen den Platten des Mesorectums der *Sinus mesorecti*, als directe Fortsetzung des *Sinus subvertebralis*; er wird beim Weibchen in seinem caudalen Theil in Folge des Verhaltens der Uteri zum *Sinus recto-uterinus*. Bei beiden Geschlechtern geht der Sinus in den *Sinus pelvicus* über. — Der *Sinus pelvicus* bespült den lateralen Umfang des caudalen Rectumabschnittes. — Zwischen der Ventralwand des Rectums und der Dorsalwand der Blase liegt der *Sinus recto-vesicalis*, der eine Fortsetzung des *Sinus pelvicus* darstellt. Letzterer communicirt mit dem *Sinus pubicus*. — So ist das Rectum also dorsal, und in einem beschränkten caudalen Abschnitt auch lateral und ventral (ventral in grösserer Ausdehnung als lateral) von Lymphräumen bespült.

Das Verhalten der feineren Lymphwege ist wieder von Langer geschildert worden.

Wie am Dünndarm, und entsprechend der Vertheilung der Blutgefässe, ist auch am Dickdarm ein subseröses und ein mucöses Lymphgefässnetz zu unterscheiden. Das subseröse Netz bedeckt die Oberfläche des Enddarmes und bildet viereckige, mehr oder weniger verschobene Maschen. Die Verhältnisse liegen ähnlich wie am Dünndarm. Dagegen gestaltet sich die Anordnung der Lymphwege in der Schleimhaut scheinbar verschieden von der im Dünndarm. Auch im Enddarm sind die Erhabenheiten der Schleimhaut die Träger eines engmaschigen Netzes und die Zwischenräume die Träger eines nach der Fläche ausgebreiteten Gitterwerkes. Das Abweichende liegt nur in dem netzförmigen Zusammengehen der Leistchen und den grübchenförmigen Zwischenräumen. Man findet daher netzförmige Züge eines geballten Lymphgefässnetzes, von welchen dann in den Zwischenräumen ein Netz abgeht, das die Grübchen in Körbchenform umfasst. Das Lymphgefässsystem des Rectums hängt mit jenem des Dünndarmes zusammen. Das Lymphgefässnetz wird von dem Blutgefässnetz überlagert. Gegen den After hin nehmen die Leistchen der Rectumschleimhaut an Höhe und Zahl ab, und so verflacht auch das Lymphgefässnetz. So kommt es denn, dass das Lymphgefässnetz am untersten Ende des Rectums als blosses Flächennetz in ein ähnliches der Cloake übergeht.

e) Verhalten des Enddarmes zum Peritoneum.

e) Verhalten des Enddarmes zum Peritoneum.

Das Bauchfell liegt dem lateralen und dem ventralen Umfange des Rectums in grosser Ausdehnung eng an. Am dorsalen Umfang bleibt dagegen ein schmaler Längsstreifen der Enddarmwandung frei vom Peritoneum: er blickt in den *Sinus mesorecti*. Zu beiden Seiten dieses Längsstreifens erfolgt der Uebertritt des Mesorectums, d. h. des caudalen Abschnittes des dorsalen Mesenteriums, auf die Oberfläche des Enddarmes. Das Mesorectum ist in seinem cranialen Abschnitt ziemlich hoch (in dorso-ventraler Richtung), wird aber caudalwärts immer

niedriger, um da aufzuhören, wo der dorsale Umfang des Rectums beim Weibchen mit beiden Uteris, beim Männchen mit beiden Samenbläschen verwachsen ist. So kann der craniale Abschnitt des Rectums sich ziemlich weit von der dorsalen Leibeswand entfernen und überhaupt mannigfache Lageveränderungen durchmachen.

Der Bauchfellüberzug am lateralen Umfang des Rectums reicht weiter caudalwärts, als der am ventralen Umfang. Während er lateral fast die Grenze des Rectums gegen die Cloake erreicht, lässt er am ventralen Umfang ein in longitudinaler Richtung ausgedehnteres Gebiet, das sich cranialwärts verschmälert, frei, und geht von der Grenze desselben sofort auf die Blase über, so das *Ligamentum recto-vesicale* bildend. Im Bereiche jenes Gebietes blickt die ventrale Rectumwand gegen die dorsale Wand der Blase, von dieser durch den *Sinus recto-vesicalis* getrennt. Dieser wird aber von zahlreichen Bindegewebsbälkchen durchsetzt, die beide Organe mit einander verbinden. An der Verwachsungsstelle der Blase und des Rectums erreicht der Sinus sein caudales Ende (s. auch Peritoneum).

II. Grosse Drüsen des Darmcanales.

1. Die Bauchspeicheldrüse (Pankreas).

1. Die Bauchspeicheldrüse.

a) Form, Lage, Befestigung. — Entwickelung.

Das Pankreas des Frosches stellt ein dünnes, aber derbes und compactes Gebilde von lichter, bräunlich gelber Farbe dar, das auf

Fig. 37.

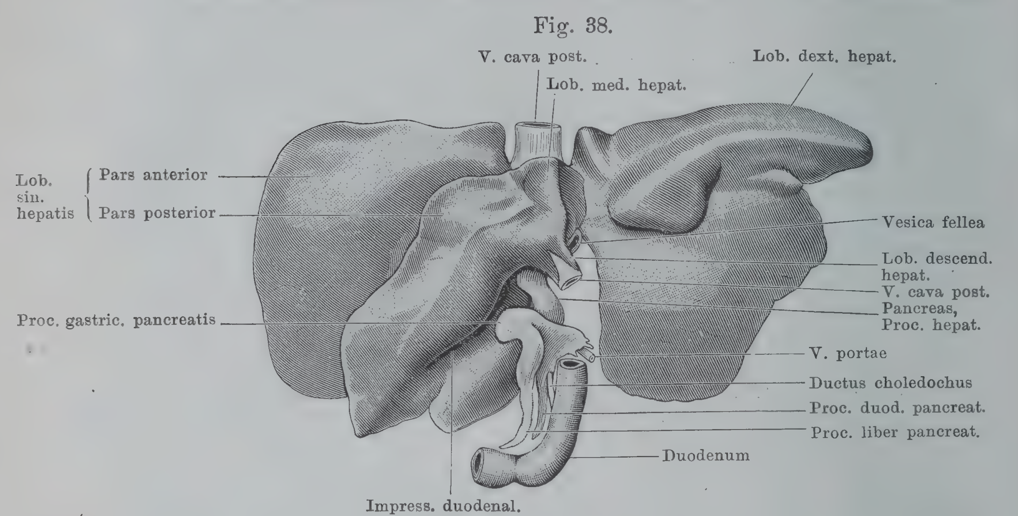
Leber und Pankreas von Rana esculenta. Ventralansicht der aus dem Körper genommenen und auf horizontaler Unterlage ausgebreiteten Organe.

seiner Oberfläche schon makroskopisch eine Felderung als Ausdruck der Läppchenzusammensetzung erkennen lässt. Es ist mit seinem Haupttheil am linken und cranialen Umfang der *Flexura duodenalis*

secunda gelagert. Man kann an ihm einen breiten mittleren Abschnitt als Corpus, und eine Anzahl lappiger, von dem Körper ausgehender Fortsätze unterscheiden (Fig. 37, 38).

Der Körper ist platt und breit, er schmiegt sich, im Wesentlichen sagittal gestellt, flach an die Convexität der *Flexura duodenalis*

Fig. 38.



Leber und Pankreas von Rana esculenta. Dorsalansicht der aus dem Körper genommenen und auf horizontaler Unterlage ausgebreiteten Organe.

secunda an, und geht ohne Grenze in die Fortsätze über. Von diesen sind zwei bei ventraler Eröffnung des Bauchraumes leicht sichtbar: der *Processus duodenalis* und der *Processus hepaticus*. Der *Processus duodenalis* erstreckt sich als länglicher, schmaler Zipfel am linken Umfang des Duodenum caudalwärts gegen den Magen hin, hört aber in einiger Entfernung von dem Pylorus verschmälert auf. Er liegt dem Duodenum nicht ganz eng an, sondern wird von ihm getrennt durch eine Fortsetzung des *Sinus subvertebralis* (*Pars pancreatico-duodenalis* des *Sinus subvertebralis*; s. Lymphsystem und Peritoneum). Die Verbindung zwischen dem Pankreaszipfel und dem Duodenum wird hergestellt durch Fäden, die den Sinus durchsetzen, durch Gefässe, durch die beiden Bauchfellplatten, die den Sinus dorsal und ventral abschliessen, sowie endlich durch den *Ductus choledochus*, der, nachdem er das Pankreas durchsetzt und dessen Ausführungsgänge aufgenommen hat, aus dem *Processus duodenalis* der Drüse heraus und in das Duodenum tritt (Fig. 39). — In directer Fortsetzung des *Processus duodenalis* geht von dem Körper des Pankreas cranialwärts der *Processus hepaticus* aus, ein längerer platter, band-

förmiger Fortsatz, dessen zungenartig gestaltetes Ende sich nach rechts umbiegt. Er zieht an der rechten Fläche des *Lobus descendens hepatis*, ganz nahe dem ventralen Rande desselben, cranialwärts, und krümmt sich dann nach rechts gegen die Gallenblase hin. Die Spitze des Fortsatzes kommt dem linken Umfang der Gallenblase bis fast zur Berührung nahe; sie blickt mit ihrem ventralen Umfang in den *Sinus lymphaticus sternalis*, und ist mit dem Portagebiet des *Lobus medius hepatis* und mit der *Vena abdominalis* innig verbunden. In den *Processus hepaticus* des Pankreas treten die Leberausführungsgänge ein.

Der *Processus duodenalis* und der *Processus hepaticus* des Pankreas kehren bei natürlicher Lage der Eingeweide eine scharfe Kante ventralwärts; die beiden Kanten gehen über den „Körper" hinweg in einander über. Beide Fortsätze können als ventral gelagerte den dorsalen gegenüber gestellt werden.

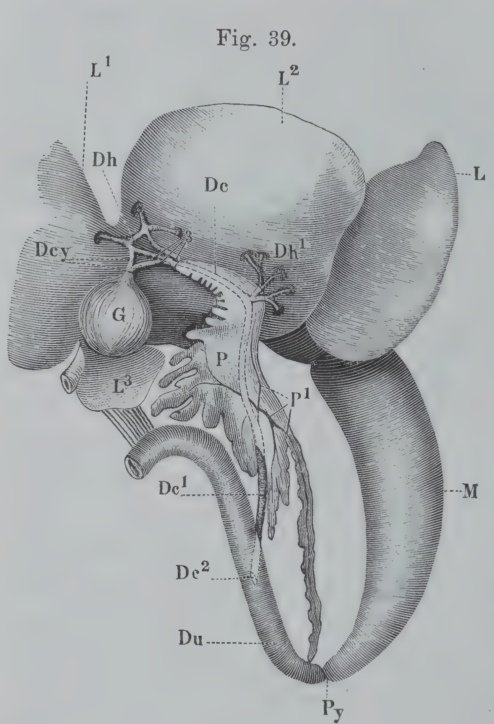
Dorsale Fortsätze gehen von dem Pankreaskörper drei aus. Der eine derselben, den ich *Processus gastricus* nennen möchte, stellt eine dünne, aber meist ziemlich breite Platte dar, die ihren freien Rand nach links, eine Fläche ventral-, die andere dorsalwärts kehrt. Sie stösst also mit dem sagittal gestellten Körper der Drüse in einem rechten Kantenwinkel zusammen. Der Fortsatz ragt frei nach links in den Leibesraum, eingeschlossen in das Mesogastrium, durch das er mit dem dorsalen Umfang des Magens verbunden ist. Die Gefässe, die im Mesogastrium verlaufen (Aeste der *A. gastrica dorsalis* und der *V. gastrica anterior*) werden oft von dem *Processus gastricus* des Pankreas eine Strecke weit umschlossen; mit den Venen ist dies stets der Fall (s. u.). — Eine zweite, variabel ausgebildete Platte kann als *Processus jejunalis* bezeichnet werden, da sie sich zwischen die beiden Platten des dorsalen Mesenteriums caudalwärts (gegen die Milz hin) vorschiebt. Sie kehrt somit eine Fläche in der Hauptsache nach rechts, die andere nach links, steht also, wie der Körper, senkrecht zu der Ebene des *Processus gastricus*. In die rechte Fläche des *Processus jejunalis* tritt die *V. portae* ein. Die linke Fläche blickt, vom Peritoneum überzogen, frei in die Bauchhöhle; die vordere Kante kann dem *Lobus descendens hepatis* bis zur Berührung nahe kommen. Schliesslich bleibt noch ein sehr langer dünner Zipfel zu erwähnen, *Processus liber*, der von dem Körper des Pankreas dorsal ausgeht und sich, dorsal von dem *Processus duodenalis* der Drüse, caudalwärts gegen den Grund der Gastroduodenalschlinge erstreckt.

Er ragt frei in die Bauchhöhle und wird nur an seinem caudalen Ende durch einige dünne Venen mit dem Duodenum verbunden.

Die geschilderten Fortsätze bieten in ihrer Form und Ausbildung ausserordentlich viele Verschiedenheiten dar.

Das Pankreas besitzt mehrere Ausführungsgänge, die aber nicht direct in den Darm, sondern in den *Ductus choledochus* einmünden. Letzterer durchsetzt den ventralen Theil des Pankreas; er tritt aus der Leber in den *Processus hepaticus* des Pankreas ein, zieht durch diesen und dann durch den Körper der Drüse und den *Processus duodenalis* hindurch, und tritt aus letzterem wieder heraus, um in das Duodenum einzumünden (s. Leber). Auf seinem Wege durch die Drüse nimmt er eine wechselnde Zahl von Ausführungsgängen derselben auf. Goeppert fand bei ausgewachsenen *Ranae temporariae*, an Präparaten, die durch Injection der Gänge von der Gallenblase aus nach vorheriger Unterbindung des Endes des *Ductus choledochus* hergestellt wurden, ein Mal drei Mündungsstellen von Pankreasausführungsgängen. Der oberste Gang verband sich sogar noch mit einem *Ductus hepaticus*, während an der dem Darm zunächst gelegenen Mündungsstelle sich vier kleinere Gänge in gleicher Höhe mit dem *Ductus choledochus* verbanden. An zwei weiteren Präparaten liessen sich je nur zwei Mündungsstellen nachweisen, von denen die eine immer mehrere Pankreasgänge aufnahm. Man kann auf einfache Weise natürliche Injectionspräparate der gröberen Pankreasausführungs-

Fig. 39.



Pankreas mit Ductus choledochus, Ductus pancreatici und Ductus hepatici. (Nach Wiedersheim aus der ersten Auflage, etwas verändert.)

L¹ rechter Leberlappen. L Pars anterior des linken Leberlappens. L² Pars posterior des linken Leberlappens. L³ Lobus descendens der Leber. G Gallenblase. Dcy Ductus cystici. Dc Ductus choledochus, innerhalb des Pankreas (der Ductus ist punktirt). Dc¹ Extrapankreatischer Theil des Ductus choledochus. Dc² Einmündung des Ductus choledochus in das Duodenum. Dh, Dh¹ Ductus hepatici. P Pankreas. P¹ Ductus pancreatici. M Magen. Py Pylorus. Du Duodenum.

gänge erhalten, indem man, nach vorheriger Unterbindung des *Ductus choledochus* an seiner Mündung, einen Druck auf die Gallenblase ausübt. Die Galle strömt alsdann in den *Ductus choledochus* und dringt auch in die Pankreasgänge, die sich so, schön grün gefärbt, im Drüsenparenchym verfolgen lassen. An einem solchen Präparate von *Rana esculenta* finde ich einen hauptsächlichsten *Ductus pancreaticus*, der im Körper der Drüse in den *Ductus choledochus* einmündet; zu ihm vereinigen sich ein aus dem *Processus gastricus* kommender, mit einem aus dem *Processus jejunalis* entstehenden, und einem dünnen, den *Processus liber* durchsetzenden Gang. Ausserdem münden einige kleinere Gänge innerhalb des *Processus hepaticus* direct in den *Ductus choledochus* ein. Eine Hauptmündungsstelle von mit einander vereinigten Pankreasausführungsgängen innerhalb des Körpers hat auch Wiedersheim gefunden und abgebildet (Fig. 39); auch Wiedersheim spricht von einem *Ductus Wirsungianus*.

Wie zum Theil schon erwähnt, wird das Pankreas von einer Anzahl verschiedener Gebilde durchsetzt. Der *Ductus choledochus* tritt in den *Processus hepaticus* ein, durchsetzt diesen, den Körper und den *Processus duodenalis*, und tritt aus letzterem wieder aus. Die *A. coeliaca*, nach Abgang der *A. gastrica dorsalis*, zieht am rechten Umfang des Pankreas (*Processus jejunalis*, Corpus und *Processus duodenalis*) ventral- und zugleich etwas caudalwärts, wendet sich dann über die ventrale Kante des *Processus duodenalis* hinweg nach links und tritt in das *Ligamentum hepato-gastro-duodenale* ein, in dem sie zum Magen zieht. Sie kann eine Strecke weit von Drüsensubstanz umschlossen sein, und das Gleiche gilt manchmal von der *A. hepatica*. Die letztere zieht mit dem *Processus hepaticus* der Drüse zur Leber, entweder an dessen rechtem Umfang nahe der dorsalen Kante, oder in den Fortsatz eingebettet. — Die *A. gastrica dorsalis* und ihre zum Magen ziehenden Aeste laufen entweder am cranialen Rande des *Processus gastricus pancreatis* vorbei, oder sie liegen der ventralen Fläche desselben an, oder endlich, sie werden eine Strecke weit vom Drüsengewebe des *Processus hepaticus* umschlossen. — Von Venen verläuft die *V. portae* in dem Pankreas, und die zu ihr tretenden Aeste durchsetzen somit meistens das Drüsengewebe mehr oder minder weit. Die *V. portae* tritt in den sehr variabel ausgebildeten *Processus jejunalis* des Pankreas, meist in dessen rechte Fläche, ein, und aus dem *Processus hepaticus* wieder aus. Die Aeste der *V. gastrica anterior* treten in den *Processus gastricus* der Drüse und münden hier (vereint oder einzeln) in die Pfortader. Die *V. gastrica media* durchsetzt mit ihrem Endstück ebenfalls häufig das Pankreas, läuft aber auch oft nur am ventralen Rande des *Processus duodenalis pancreatis* cranialwärts und mündet erst dicht vor der Leber in die aus dem Pankreas austretende Pfortader. Die *V. gastrica posterior* tritt in den Endzipfel des *Processus duodenalis* des Pankreas und verbindet sich hier mit der ebenfalls hier hineintretenden *V. duodenalis anterior*. Die Vereinigung beider Gefässe kann auch noch ausserhalb der Drüse erfolgen. Die aus beiden gebildete *V. gastro-duodenalis* durchsetzt das Pankreas eine längere Strecke weit, ehe sie in die *V. portae* einmündet. Bei starker Entwickelung des *Processus jejunalis* des Pankreas kann auch noch das Endstück der *V. duodenalis posterior* von Drüsensubstanz umschlossen werden.

Zur Literatur.

Das Pankreas des Frosches ist zwar wiederholt Gegenstand der Untersuchung gewesen, doch wäre eine erneute, die ganze Drüse berücksichtigende Durchforschung mit modernen Methoden recht wünschenswerth. Die bisher vorliegenden Angaben sind theils älteren Datums, theils beziehen sie sich nur auf einige specielle Punkte, theils endlich basiren sie auf Untersuchungen an Bauchspeicheldrüsen verschiedener Wirbelthiere, so dass nicht immer klar ist, was speciell für das Froschpankreas Gültigkeit hat. Langerhans (1869), dessen Dissertation über die Bauchspeicheldrüse zum Ausgangspunkt aller diesbezüglichen Forschungen wurde, hat auch das Pankreas des Frosches berücksichtigt und einige speciell darauf bezügliche Angaben gemacht. Ausführlich behandelt wurde das Organ durch v. Ebner (1872). Am häufigsten ist der Nebenkern der Drüsenzellen am Frosch-Pankreas studirt worden (Ogata, Platner, Eberth und Müller, Ver Eecke u. A.). Eine vortrefflich sorgfältige Darstellung der bis zum Jahre 1894 vorliegenden Forschungsergebnisse über das Pankreas aller Wirbelthiere gab Laguesse.

Entwickelung des Pankreas.

Abgesehen von einigen Angaben von Rusconi (1826), in denen auf die Gleichzeitigkeit der Pankreas- und der Leberentwickelung bei Froschlarven und auf die bedeutende Grösse des Pankreas bei denselben hingewiesen wird, wurden die ersten genauen Beobachtungen über die Entwickelung des Anurenpankreas von Goette (1875) an *Bombinator igneus* angestellt. Goette constatirte, dass das Organ sich aus drei Anlagen, einer dorsalen und zwei ventralen, entwickelt, und machte auch über die späteren Schicksale derselben eine Anzahl Angaben. Die Befunde Goette's wurden (1891) durch Goeppert für Rana bestätigt und die Gültigkeit der dreifachen Pankreasanlage auch für die Urodelen nachgewiesen. Die ersten Zustände des dorsalen Pankreas bei *Rana temporaria* wurden durch Stöhr (1895) beobachtet; im gleichen Jahre machte auch Weysse einige Zusätze zu der Goeppert'schen Darstellung.

Die nachfolgenden Angaben recapituliren in der Hauptsache die Beobachtungen Goeppert's, die selbst, wie schon bemerkt, in Vielem eine Bestätigung der an *Bombinator igneus* gewonnenen Goette'schen Befunde bilden.

Untersucht wurden von Goeppert und Stöhr *Rana temporaria* (*fusca*), von Weysse *R. temporaria* und *R. esculenta.*

Das Pankreas des Frosches entsteht aus drei Anlagen, einer dorsalen und zwei ventralen. Als erste Anlage des dorsalen Pankreas findet Stöhr bei Froschembryonen von 3,5 mm Länge, gegenüber der Mündung des primitiven Leberganges, ein wenig caudalwärts von dieser, eine deutliche mediane Verdickung (kein Divertikel) der dorsalen Darmwand. Die Höhlung dieser Verdickung, die alsdann zunächst die Form eines starken soliden Kopfes einnimmt, tritt erst später auf. Die beiden ventralen Anlagen entstehen nach Goeppert als zwei Ausstülpungen (rechte und linke), die nicht vom Darmlumen selbst, sondern symmetrisch von beiden Seiten des Leberstieles ausgehen, unmittelbar unterhalb der Mündung des letzteren in den Darm.

Bei 6 mm langen Larven sind diese drei Componenten der Drüse noch gesondert. Die feinere Ausbildung der Drüse erfolgt durch Vergrösserung der Oberfläche der Anlage und dadurch bedingter Faltung ihrer Wandungen unter

allmählichem Verlust der Dotterelemente. Weiterhin vereinigen sich nun zunächst die rechte ventrale und die dorsale Anlage, und späterhin auch die beiden ventralen Anlagen mit einander. Letzteres geschieht auf der linken Seite des *Ductus choledochus*. Bei einer Larve von 8 mm Länge findet man so bereits ein einheitliches Pankreas mit drei Ausführungsgängen. Der am meisten mundwärts gelegene Gang mündet direct in den Darm an dessen Dorsalseite, die beiden anderen *Ductus pancreatici* vereinigen sich mit dem Leberausführungsgange. Die Einmündung dieser in den *Ductus choledochus* erfährt aber dadurch eine Verschiebung, dass die Leber sammt den ventralen Pankreastheilen eine Drehung durchmacht, derart, dass der ursprünglich rechte *Ductus pancreaticus* nunmehr an der Dorsalseite, der ursprünglich linke an der Ventralseite des *Ductus choledochus* einmündet. Von den weiteren Entwickelungsvorgängen ist vor Allem wichtig, dass sich der dorsale *Ductus pancreaticus* vom Darm abschnürt. Dabei ist anzunehmen, dass die aus ihm entstandene dorsale Drüsenmasse vorher mit den ventralen Drüsenbestandtheilen in Verbindung getreten ist. Die beiden ventralen *Ductus pancreatici* bleiben erhalten; es findet aber eine Vereinigung zwischen ihnen statt, indem die Mündung des ursprünglich linken *Ductus pancreaticus* an der Peripherie des *Ductus choledochus* herum auf die des ursprünglich rechten Ganges zu wandert. Als Abschluss dieses Vorganges findet man den linken Gang mit dem rechten nicht weit vor dessen Mündung verbunden, also nur eine Mündung des Pankreas in den Leberausführungsgang. Hierin tritt jedoch später wieder eine Aenderung ein; der erwachsene Frosch zeigt, wie wir gesehen haben, mehrere Mündungen pankreatischer Gänge in den *Ductus choledochus*, und es muss somit angenommen werden, dass ein mehr oder minder grosser Theil des *Ductus pancreaticus* in den Leberausführungsgang einbezogen wird.

Die Umwachsung des *Ductus choledochus* durch Pankreasdrüsensubstanz ist bei Larven noch keine vollständige und vollendet sich erst später; auch die *V. portae* wird erst später in das Drüsenparenchym aufgenommen. (Da sehr frühzeitig eine Verwachsung der drei Pankreasanlagen eintritt, so ist an der ausgebildeten Drüse nicht mehr möglich, zu sagen, welchen Anlagen die einzelnen Abschnitte entstammen.)

b) Bau des Pankreas.

b) Bau des Pankreas.

Der feinere Bau des Pankreas beim Frosche zeigt nach den vorliegenden speciellen Untersuchungen keine wesentlichen Abweichungen von dem bei anderen Wirbelthieren gefundenen. Das Organ stellt eine verästelt-tubulöse Drüse dar, deren Endstücke verzweigte, zum Theil ziemlich lange und in der mannigfaltigsten Weise gekrümmte, zudem mit seitlichen Ausbuchtungen versehene Schläuche sind (v. Ebner). Die Läppchen, aus denen die Drüse besteht, sind klein und deutlicher abgegrenzt, als bei manchen anderen niederen Vertebraten (Harris und Gow). Die Tubuli werden aussen von einer *Membrana propia* umgeben, die ihrem Bau nach aus korbartig zusammenhängenden, sternförmigen, einer structurlosen Membran innen angelagerten Zellen besteht (v. Ebner). In der Originalarbeit über das Pankreas des Frosches vom Jahre 1872 vertrat v. Ebner die Auffassung Boll's, dass die Korbzellen der *Membrana propria* eingelagert seien; die neuerdings von ihm, im dritten Bande des Kölliker'schen Lehrbuches vertretene Ansicht ist die oben wiedergegebene. Allerdings gründet sich die Aenderung der Ansicht zunächst auf Beobachtungen an anderen Drüsen. Am angegebenen Orte schilderte v. Ebner auch ein intraalveoläres Reticulum im Froschpankreas. Es sollte durch Fortsätze zu Stande kommen, die

von der *Membrana propria* ausgehen und mit den Fortsätzen der centroacinären Zellen zusammenhängen. In den Maschen dieses Reticulums sollten die secretorischen Drüsenzellen liegen. v. Ebner kam ferner zu der Vorstellung, dass dieses Reticulum eine Menge von kleinen Hohlräumen einschliesst, welche sowohl unter sich, als auch mit dem Lumen der Tubuli in Verbindung stehen und die Anfänge der Speichelgänge darstellen sollten. Diese hätten mithin keine selbstständige Form, sondern stellten ein unregelmässiges Lückenwerk dar, das einerseits von den Drüsenzellen, andererseits von den Balken des Netzwerkes begrenzt ist. Von dieser Anschauung ist v. Ebner neuerdings (1899) zurückgekommen. Jene Räume sind theilweise wahre Secretcapillaren, theils hervorgerufen durch künstliche Trennung der Zellen. Die Netze sind Kunstproducte.

Die Drüsenzellen, die die Tubuli auskleiden, haben ungefähr Kegelform und sind, im Verhältniss zum Querschnitt des Tubulus, relativ gross. Mit ihrer Basis sitzen sie der *Membrana propria* auf. Jede Zelle lässt zwei Zonen unterscheiden: eine helle, scheinbar homogene Aussenzone und eine dunkelkörnige Innenzone. Die Aussenzone lässt bei vielen Wirbelthieren, auch bei Salamandern, unter Umständen noch eine feine Streifung erkennen; Eberth und Müller vermissten dieselbe bei *Rana esculenta* (Winterthiere). Die Körner der Innenzone (Zymogenkörner) werden in Osmiumsäure gebräunt, von Eosin (nach vorheriger Sublimatfixation) lebhaft roth gefärbt (Ogata, Ver Eecke). Sie sind, wie Ogata angiebt, in eine farblose, durchsichtige Substanz eingelagert, die sich auch in die Aussenzone fortsetzt, hier aber noch mehr verdeckt wird und zwar durch eine mit Nigrosin sich färbende Masse. (Ver Eecke unterscheidet in der Innenzone: das Spongioplasma, das Maschen bildet, in denen Hyaloplasma und die Zymogenkörnchen liegen; in der Aussenzone: das spongioplasmatische Netz, dessen engere Maschen nur von Hyaloplasma eingenommen werden.) Die Zymogenkörner der Innenzone stellen eine Vorstufe des pankreatischen Fermentes dar; die Breite der Innenzone wechselt daher mit dem Secretionszustande, d. h. mit dem Zymogengehalt der Drüse.

Der Kern liegt in der Aussenzone, ragt aber in die Innenzone hinein. Aussen ist er von einer Kernmembran umgeben, im Innern enthält er ein zartes Gerüstwerk und ein oder mehrere Kernkörperchen. Unter diesen sind, zuerst von Ogata, verschiedene, durch ihr Tinctionsvermögen charakterisirte Formen unterschieden worden. Die meisten nehmen die Hämatoxylinfärbung, wie die Kernmembran, an (Karyosomen, Ogata; nucléoles nucléiniens Ver Eecke); daneben ist, meist in der Einzahl, noch ein besonderes Körperchen zu constatiren, das die Kernfärbung nicht annimmt, dagegen mit Eosin, wie die Zymogenkörner, färbbar ist. (Plasmosoma, Ogata; nucléoles éosinophiles Ver Eecke.) Hin und wieder giebt es neben einem grossen Plasmosoma einige kleinere.

Ein Gebilde, über das die Ansichten noch recht getheilt sind, ist der Nebenkern (Paranucleolus, paranuclaerer Körper), der von Nussbaum (1882) in den Pankreaszellen von *Salamandra maculosa*, im Pankreas des Frosches zuerst von Gaule entdeckt wurde. Platner erklärte ihn für ein regelmässiges Vorkommniss des Pankreas bei Amphibien und Reptilien. Er liegt in der äusseren Zellzone, zwischen dem Kern und der *Membrana propria*, oft halbmondförmig dem Kern angeschmiegt. Im Uebrigen wechselt seine Form und sein Aussehen vielfach; auch mehrere Nebenkerne können vorhanden sein, besonders nach reichlicher Nahrungsaufnahme oder nach Pilocarpininjection. In Eosin ist er stark färbbar. Ueber seine Bedeutung sind vielfache Hypothesen aufgestellt worden. Ogata betrachtete ihn als das aus dem Kern getretene Plasmosoma,

das entweder in Zymogenkörner zerfallen, oder zu einem neuen, an die Stelle des alten tretenden Kerne werden kann (Zellerneuerung). Sein Austreten aus dem Kerne wäre stets ein Zeichen der Thätigkeit der Zelle. Dieselbe Vorstellung von der Natur des Nebenkernes (ausgewandertes Plasmosom) und seiner Umwandlung zu einem neuen Kern vertritt Ver Eecke. Platner hat dagegen das sogenannte „Auswandern" des Nebenkerns aus dem Kern für ein Kunstproduct erklärt; v. Ebner (1899) hält auch einen grossen Theil der Nebenkerne selbst für Kunstproducte, bedingt durch klumpiges Zusammenballen der fädigen und körnigen Bestandtheile der Zellen-Aussenzone. Unter keinen Umständen sei er das ausgewanderte Plasmosoma. Gegen seine Beziehung zur Regeneration der Zellen und zur Bildung der Zymogenkörner haben sich Eberth und Müller ausgesprochen. — Weiter auf die verschiedenen Angaben über das fragliche Gebilde einzugehen, ist hier nicht der Ort (vergl. Nussbaum, Ogata, Platner, Steinhaus, Eberth und Müller, Ver Eecke, Laguesse, v. Ebner. Bei den letzteren beiden Autoren ist auch die auf andere Wirbelthiere bezügliche Literatur zu finden).

Die von Langerhans beschriebenen centroacinären Zellen sind durch v. Ebner auch im Pankreas des Frosches gefunden und beschrieben worden. Sie gehören, wie Untersuchungen an den Bauchspeicheldrüsen verschiedener Wirbelthiere übereinstimmend ergeben haben, dem System der Ausführungsgänge an und sind daher erst bei diesen zu besprechen.

Die Hohlräume der Tubuli, die sehr eng sind, wurden durch v. Ebner vom *Ductus choledochus* aus injicirt. Dabei füllte sich nicht nur der centrale Gang, der sich entsprechend der Verästelung der Tubuli da und dort theilen kann, sondern gelegentlich auch radiäre, zwischen die Zellen gegen die Oberfläche hin dringende Seitenästchen derselben; ja, an beschränkten Stellen waren auch Netzchen von Canälchen sichtbar gemacht, die die Zellen umspinnen. v. Ebner kam, wie schon oben erwähnt, auf Grund seiner Befunde zu der Vorstellung, dass zwischen den Drüsenzellen ein unregelmässiges Lückenwerk sich befinde, das die Anfänge der Speichelgänge darstelle. Während diese letztere Ansicht neuerdings durch v. Ebner selbst für nicht haltbar erklärt wird, dürften doch einige der mit der Injectionsmethode gefüllten radiären Canälchen wirklich vorhandene normale Bildungen gewesen sein. Dafür sprechen analoge Befunde, zu denen Laserstein mit Hülfe der Golgi-Methode gelangt ist. Laserstein konnte im Pankreas des Frosches Secretcapillaren färben, die, von dem Centralcanal des Tubulus ausgehend, zwischen die secretorischen Zellen eindringen und stets blind endigen. Sie liegen aber nur im Gebiete des körnigen, nicht aber in dem des homogenen Abschnittes der Zellen. Laserstein bringt dies damit in Zusammenhang, dass nur der innere Theil der Zelle die Aufgabe der Ausscheidung des körnigen Secretionsmateriales erfülle, während dem äusseren nur die Regeneration des bei der Absonderung verbrauchten Materiales obliege, und er somit keine Secretionscapillaren brauche. Es ist Laserstein nicht unwahrscheinlich, dass bei stärkerer Secretion und bei der dadurch bedingten Verkleinerung der Körnchenzone die feinen Secretbahnen bis in die äussere Zone hineinreichen. Nach Laserstein's Vorstellung treten diese letzten Absonderungswege in die Zellen hinein, resp. nehmen in kleinsten Hohlräumen der Zellen ihren Anfang.

Die Ausführungsgänge des Pankreas verhalten sich eigenthümlich. Die Ausführungsgänge mittleren Calibers werden von einem niedrigen Cylinderepithel ausgekleidet, das einer dünnen, bindegewebigen Wand aufsitzt. Sie gehen

(v. Ebner) entweder allmählich oder ziemlich plötzlich in feine Gänge (Schaltstücke) über, die mit Capillaren einige Aehnlichkeit haben und mit einem aus platten, spindelförmigen, zum Theil mit ziemlich langen Fortsätzen versehenen Zellen bestehenden Epithel ausgekleidet sind. Diese Gänge laufen nun noch theilweise, wie die Gänge mittleren Calibers, im interstitiellen Gewebe mit den Blutgefässen und Nerven, treten aber dann schliesslich, nachdem sie sich meist vorher noch getheilt haben, in das Innere der Tubuli ein, so dass von nun an die Ausführungsgänge von eigentlichen Drüsenzellen umgeben sind (v. Ebner). Dieser intratubuläre Theil der Ausführungsgänge stellt nun die centroacinären Zellen (Langerhans) dar. Diese Zellen sind spindelförmig gestaltet und mit Fortsätzen versehen, die zwischen die secernirenden Pankreaszellen eindringen (v. Ebner). Die Auskleidung der Tubuli ist somit, wo die centroacinären Zellen den secretorischen Zellen innen anliegen, eine zweischichtige. Wie weit sich die fraglichen Zellen in den Tubulus hinein erstrecken, und wie vollständig die Lage ist, die sie bilden, ist gerade für das Pankreas des Frosches noch zu untersuchen.

Das interstitielle Bindegewebe des Pankreas ist deutlich, wenn auch nicht sehr reichlich entwickelt. Auf der Oberfläche der Drüse verdichtet es sich zu einer kapselartigen Umhüllung, von der Scheidewände in das Innere eindringen. Ausserdem hängen seine gröberen Züge zusammen mit den Wandungen der mittelgrossen Ausführungsgänge und der grösseren Gefässe, die in die Drüse eingebettet sind. In dem interstitiellen Gewebe verlaufen Blutgefässe, Nerven und die intertubulären Ausführungsgänge; Ogata findet in ihm häufig eosinophile Zellen.

Besondere, ihrer Natur nach räthselhafte Vorkommnisse im Pankreas sind die Langerhans'schen Zellhaufen, die von v. Ebner, sowie später auch von Harris and Gow im Pankreas des Frosches beobachtet wurden. (Wahrscheinlich hat sie auch Langerhans selbst dort schon gesehen.) v. Ebner beschreibt sie als Haufen von rundlichen, glänzenden, körnchenfreien Zellen, die an Schnitten von in Müller'scher Flüssigkeit fixirten Bauchspeicheldrüsen durch ihre stark gelbliche Färbung auffallen. Sie stellen rundliche, seltener längliche Massen dar, in deren Umgebung häufig grössere venöse Blutgefässe zu beobachten sind. Ein Lumen war in den Zellhaufen niemals sichtbar. Harris and Gow geben an, dass diese Zellhaufen beim Frosch — im Vergleich mit den Befunden bei einer grossen Anzahl anderer Wirbelthiere — gross, aber sehr selten sind. Ihre Bedeutung ist unbekannt.

c) Nerven des Pankreas.

c) Nerven des Pankreas.

Mit den Arterien dringen starke Aeste des Sympathicus in die Drüse ein. Im Inneren bilden Nervenfasern ein umspinnendes varicöses Fadenwerk an den secretorischen Tubulis (Smirnow). Ueber ihre letzten Endigungen im Pankreas des Frosches sind mir neuere Specialangaben nicht bekannt; die Arbeit von Ramòn y Cajal und Sala konnte ich nicht erlangen.

d) Gefässe des Pankreas.

d) Gefässe des Pankreas.

Seine Arterien erhält das Pankreas aus dem Stamme der *A. gastrica ventralis*, aus der *A. hepatica*, der *A. intestinalis prima* und aus der *A. gastrica dorsalis*. — Aus der *A. gastrica ventralis* gehen *Aa. pancreaticae mediae* ab. Von diesen wurde im zweiten Theil (S. 328) nur eine erwähnt; es kommen aber,

wenn auch wohl nicht constant, deren mehrere vor. An einem injicirten Präparat von *Rana esculenta* finde ich drei, je eine für den *Processus jejunalis*, für den Körper und für den *Processus duodenalis* der Drüse. Die beiden ersten gehen ab, während die *A. gastrica ventralis* am rechten Umfang der Drüse vorbeizieht und dringen sofort in die Substanz derselben ein; die für den *Processus duodenalis* bestimmte verlässt die *A. gastrica ventralis* erst, nachdem diese an der ventralen Kante des Pankreas vorbeigetreten ist, und geht in dem vorliegenden speciellen Falle, in dem die *A. gastrica ventralis* sich schon am Pankreas in zwei starke Aeste für den Magen theilt, von dem hinteren dieser Aeste ab. — In anderen Fällen vermochte ich nur eine *A. pancreatica media*, von der *A. gastrica ventralis* ausgehend, zu finden. — Von der *A. hepatica* geht zum vorderen Ende des *Processus hepaticus pancreatis* eine Arterie, die im zweiten Theil als *A. pancreatica anterior* bezeichnet wurde. — Von der *A. intestinalis prima* (dem ersten Ast der *A. mesenterica anterior*) geht eine *A. pancreatica posterior* zum *Processus duodenalis* der Drüse. — Schliesslich giebt auch die *A. gastrica dorsalis* zwei Aestchen in den *Processus gastricus* des Pankreas ab. — (Diese wurden im zweiten Theil noch nicht erwähnt.)

Von grösseren Lymphräumen wird das Pankreas an mehreren Stellen bespült. Am rechten Umfang des *Processus jejunalis* und des Körpers der Drüse breitet sich noch der *Sinus subvertebralis* aus, von dem hier mehrere Fortsätze ausgehen. Der *Processus pancreatico-duodenalis* des Sinus trennt den *Processus duodenalis* der Drüse vom Duodenum; er wird von dem *Ductus choledochus*, der *A. intestinalis prima*, der *V. duodenalis anterior* und der *V. gastroduodenalis*, sowie von Zweigen dieser Gefässe durchsetzt und reicht bis nahe an den Pylorus. — Der *Processus gastricus ventralis* des *Sinus subvertebralis* zieht in Begleitung der *A. gastrica ventralis* quer über den ventralen Umfang des *Processus duodenalis pancreatis* und im *Ligamentum hepato-gastro-duodenale* gegen den Magen hin. Der *Processus gastricus dorsalis* des *Sinus subvertebralis* schliesslich folgt der *A. gastrica dorsalis* am cranial-ventralen Umfang des *Processus gastricus* der Drüse, ebenfalls gegen den Magen hin (s. Lymphräume des Magens). — Unter der, wohl als sicher anzunehmenden Voraussetzung, dass die Lymphräume, die das Pankreas unmittelbar bespülen, auch Lymphe aus der Drüse aufnehmen, würde also die Lymphe des Pankreas in der Hauptsache in den *Sinus subvertebralis* gelangen. — Als zweiter Abflussweg dürfte der *Sinus sternalis* in Frage kommen, in den die vorderste Spitze des *Processus hepaticus pancreatis* hineinblickt. — Das Verhalten der Blut- und Lymphgefässe innerhalb des Froschpankreas ist bisher noch nicht genau verfolgt worden.

e) Verhalten des Pankreas zum Peritoneum.

e) Verhalten des Pankreas zum Peritoneum.

Das Verhalten des Pankreas zum Peritoneum musste schon oben an mehreren Stellen (Blut- und Lymphgefässe) berührt werden und ist daher hier nur noch zusammenzufassen. Nur dem *Processus liber pancreatis*, der frei in die Bauchhöhle ragt, ist das Peritoneum allseitig eng verbunden, mit Ausnahme der Spitze, die durch einige dünne, Venen einschliessende, Fäden mit dem Duodenum verbunden ist. Der Körper und der *Processus jejunalis* der Drüse schieben sich zwischen die beiden Platten des dorsalen Mesenteriums vor, sind aber nur mit der linken *Lamina mesenterialis* eng verbunden, während die rechte, in Folge der Ausbreitung der mesenterialen Partie des *Sinus subvertebralis* ihnen nur lose anliegt. Vor dem cranialen Rande des *Processus jejunalis* liegt der ventrale Rand des *Lobus descendens hepatis*, ebenfalls zwischen beiden Platten des Mesen-

teriums; der Abstand zwischen dem Lappen des Pankreas und dem der Leber kann verschieden gross sein und so reducirt werden, dass beide Gebilde sich berühren. Zwischen beiden hört das Mesenterium (*Lig. hepato-cavo-duodenale*) mit scharfem ventralen Rande auf, der das *Foramen epiploicum* dorsal begrenzt. Der *Processus duodenalis* des Pankreas wird an seinem rechten, dem Duodenum zugekehrten Umfang von dem *Processus pancreatico-duodenalis* des *Sinus subvertebralis* bespült; seinem linken und dorsalen Umfang liegt dagegen das Peritoneum eng an. Auch dem ventralen Umfang dieses Fortsatzes ist es eng verbunden, mit Ausnahme der Stelle, wo der *Processus gastricus ventralis* das Bauchfell abhebt. Von der ventralen Kante des *Processus duodenalis pancreatis* aus spannt sich das *Ligamentum hepato-gastro-duodenale* nach links zum Magen herüber. — Der *Processus gastricus* des Pankreas ist in das Mesogastrium eingeschlossen, aber nur mit dem dorsalen Blatt desselben eng verbunden, während das ventrale Blatt durch den *Processus gastricus dorsalis* des *Sinus subvertebralis* in mehr oder minder grossem Umfange von ihm abgehoben wird.

Am eigenartigsten verhält sich der *Processus hepaticus* des Pankreas zum Bauchfell. Anfangs, d. h. caudal, an seinem Abgang vom Körper, wird er rechts, ventral und links vom Peritoneum überzogen, das an seinem rechten Umfang durch die mesenteriale Fortsetzung des *Sinus subvertebralis* abgehoben wird. Der davor gelegene Theil des Fortsatzes wird allseitig vom Peritoneum umgeben; er liegt rechts von der ventralen Kante des *Lobus descendens hepatis*, bleibt aber von dieser durch das *Foramen epiploicum* getrennt. Die vordere nach rechts gekrümmte Hälfte des Fortsatzes ist durch das Peritoneum an die Leber befestigt, und zwar ist der Hauptsache nach der linke und dorsale Umfang des Pankreas dem ventralen Umfang des *Lobus medius*, entsprechend dem Portagebiet desselben, angeheftet. Das Berührungsgebiet beider Organe wird dadurch beschränkt, dass sich zwischen sie die aus dem Pankreas austretende *V. portae*, und der sich mit ihr verbindende *R. descendens* der *V. abdominalis*, nebst den Aesten beider, einschieben. Nur die Spitze des *Processus hepaticus* verhält sich anders. Ueber ihren Ventralumfang zieht die Anheftungslinie des *Ligamentum falciforme hepatis* hinweg, und so kommt ihr vorderstes Ende in den *Sinus sternalis* zu liegen. Dieses vorderste Ende ist also vom Peritoneum gar nicht mehr bedeckt; sein dorsaler Umfang ist an den *Lobus medius* der Leber und an die *V. abdominalis* angelagert, der ventrale Umfang blickt in den *Sinus sternalis*.

2. Die Leber.

2. Die Leber.

a) Form, Lage, Grösse, Farbe der Leber.

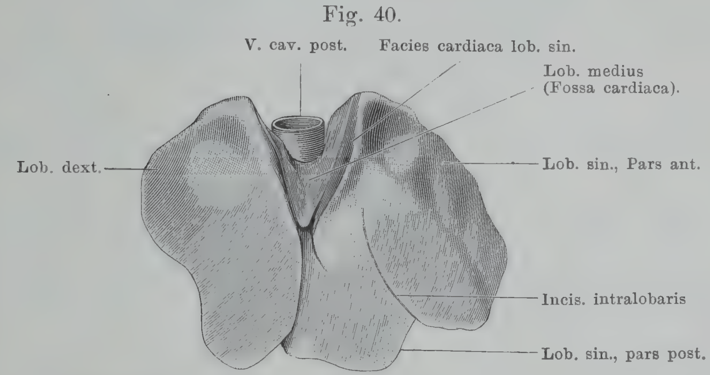
a) Form, Lage, Grösse, Farbe der Leber.

Die Leber des Frosches ist ein grosses, im frischen, normalen Zustande gelbbraunes oder rothbraunes, auf seiner Oberfläche manchmal eine Felderung aufweisendes Organ, das einen grossen Theil der Leibeshöhle einnimmt und mit seinen lateralen Abschnitten in die *Recessus anteriores* derselben hineinragt. Man kann an ihr drei Hauptlappen unterscheiden: *Lobus medius*, *Lobus dexter* und *Lobus sinister*. Der *Lobus medius* besitzt eine als *Lobus descendens* bezeichnete Fortsetzung; der *Lobus sinister* zerfällt noch durch eine

Incisura intralobaris in eine vordere und eine hintere Hälfte, die durch einen medialen einheitlichen Abschnitt unter einander und mit dem *Lobus medius* verbunden sind: *Pars anterior*, *Pars posterior* und *Pars communis lobi sinistri hepatis*.

Wird die Bauchhöhle von der Ventralseite aus, nach vorn bis zum Schultergürtel eröffnet (Fig. 30 a. S. 79), so ist von dem *Lobus medius* nichts zu sehen, da er durch das Herz und den Herzbeutel verdeckt wird. Die Seitenlappen sind so angeordnet, dass der *Lobus dexter* rechts, die *Pars anterior* des *Lobus sinister* links, und die *Pars posterior* des *Lobus sinister* in der Mitte gelagert ist (Fig. 30 u. 40).

Fig. 40.



Leber eines Weibchens von Rana esculenta. In natürlicher Lage fixirt. Von der Ventralseite, natürliche Grösse.

Die *Pars posterior* des *Lobus sinister* schiebt sich dabei mit ihrem rechten freien Rande über die Mittellinie hinweg nach rechts hin, gewöhnlich auf die Dorsalfläche des *Lobus dexter* (Fig. 40).

Da die Seitenlappen in ihren medialen Partieen viel dicker sind als der Mittellappen, der ihre Dorsalflächen verbindet, so entsteht ventral von dem *Lobus medius* ein von vorn her einschneidender, dorsal vom Sternum gelegener Raum, in dem das Herz mit dem Herzbeutel liegt (*Fossa cardiaca*). Seine lateralen Begrenzungen bilden eben die medialen Kanten der Seitenlappen. Dadurch, dass die letzteren nach vorn hin in die *Recessus anteriores* der Pleuroperitonealhöhle mit besonderen vorderen Verlängerungen (Hörnern) vordringen, wird jener Raum noch vergrössert.

Die specielle Form der Lappen, besonders der seitlichen, zeigt manche Verschiedenheiten, die zum Theil individuell, zum Theil, so weit sie die sehr variable Grösse der Lappen betreffen, durch den wechselnden Zustand der Leber bedingt sind. Ueber diesen sind hier

einige Bemerkungen der speciellen Beschreibung der Lappen vorauszuschicken.

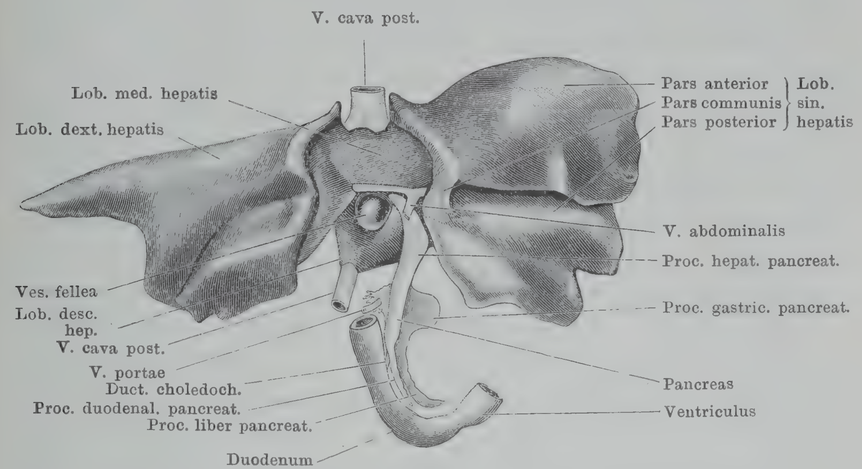
Grösse und Farbe der Leber sind mannigfachen Schwankungen unterworfen. Die Farbe kann einerseits mehr gelbbraun, ja selbst ausgesprochen gelb, andererseits mehr schwarzbraun, schmutzigbraun, graugrün oder grau werden. Die Factoren, die diese Verschiedenheit der Färbung unmittelbar bedingen, sind die verschiedene Blutfülle des Organes, der Reichthum des Fettgehaltes und die spärliche oder reichliche Anwesenheit von Pigmentzellen. Zwischen Färbung und Grösse der Leber besteht ein Zusammenhang der Art, dass die hellen, mehr gelben Lebern grösser zu sein pflegen, als die dunkel pigmentirten, ein Zusammenhang, auf den erst am Schlusse dieses Abschnittes näher eingegangen werden soll. Als ein am Stoffwechsel lebhaft betheiligtes Organ ist die Leber vielen Einflüssen, die die Ernährungsbedingungen betreffen, unterworfen. Obenan steht unter diesen die Jahreszeit, die den Lebensprocessen des Frosches eine ganz bestimmte, gesetzmässige Periodicität vorschreibt. Viele Beobachtungen sprechen dafür, dass auch die Leber des unter natürlichen Lebensbedingungen befindlichen Frosches im Laufe des Jahres einen normalen und gesetzmässigen Cyclus von Veränderungen durchmacht, der makroskopisch in der Verschiedenheit der Farbe und Grösse während der einzelnen Monate zum Ausdruck kommt. Der Begriff der „normalen Leber“ wäre somit für jede Jahreszeit besonders zu definiren. Völlige Uebereinstimmung ist in den diesbezüglichen Angaben noch nicht zu finden, doch darf im Allgemeinen wohl als richtig gelten, dass die Leber des aus dem Winterschlaf kommenden Aprilfrosches ein Minimum von Grösse und ein Maximum von Pigmentirung aufweist, während die Leber des Sommerfrosches gross, saftig und mehr gelbbraun, an Pigment verarmt, ist. Voraussetzung hierfür ist aber normale Ernährung des im Freien lebenden Thieres. Hunger und Gefangenschaft schaffen auch bei Sommerfröschen kleine, dunkel pigmentirte Lebern. Genauer wird auf diese mit einer Veränderung des mikroskopischen Bildes Hand in Hand gehenden Verschiedenheiten, und auf die darüber vorliegenden Beobachtungen und Hypothesen am Schlusse dieses Capitels in einem besonderen Abschnitte eingegangen werden.

Die oben erwähnte Felderung zeigt sich unter Lupenvergrösserung besonders bei hellen, wenig pigmentirten Lebern, als durch dunklere rothe Linien, wahrscheinlich Pfortaderäste, bedingt. — Das Pigment ist unter der Lupe stets in Form kleinerer und grösserer schwarzer Punkte erkennbar. Bei dunkeln Lebern stehen sie sehr dicht, bei hellen Lebern sehr spärlich verstreut. Eine besondere Gesetzmässigkeit der Stellung ist meist nicht zu erkennen; doch fand ich sie gelegentlich auch in mehr regelmässigen Linien angeordnet, die polygonale Felder begrenzten.

Specielle Beschreibung der Lappen. Der *Lobus medius* stellt eine quer, ventral von der Wirbelsäule gelagerte, in craniocaudaler Richtung schmale Substanzbrücke dar, die den rechten und den linken Lappen mit einander verbindet. Auch in dorso-ventraler Richtung ist er nicht sehr dick. Von der ventralen Fläche ist ein schmaler vorderer Bezirk ganz eben, glatt und flach, ein hinteres dreieckiges Gebiet rauh, uneben, mit seiner Ebene gegen den vorderen Theil dorsalwärts abgeknickt. Das schmale vordere Gebiet blickt in

den *Sinus sternalis*; das hintere dreieckige Gebiet stellt die *Porta hepatis* dar (Fig. 46); hier treten Gefässe, Nerven und Gallengänge

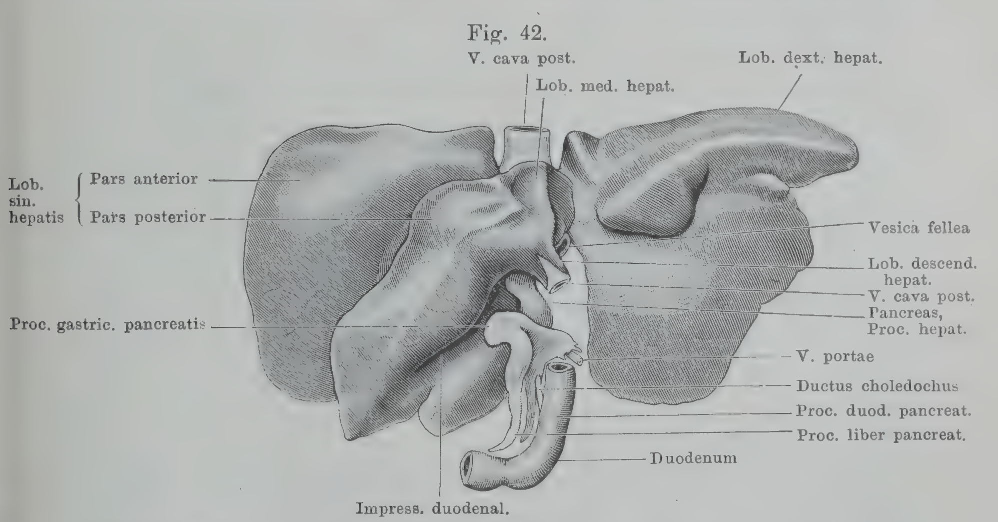
Fig. 41.



Leber und Pankreas von Rana esculenta. Ventralansicht der aus dem Körper genommenen und auf horizontaler Unterlage ausgebreiteten Organe.

zu resp. von der Leber, und hier liegt auch die Gallenblase und die craniale Spitze des Pankreas. Das dreieckige Portagebiet ist demnach

Fig. 42.



Leber und Pankreas von Rana esculenta. Dorsalansicht der aus dem Körper genommenen und auf horizontaler Unterlage ausgebreiteten Organe.

erst erkennbar, wenn die verschiedenen genannten Gebilde, die es überlagern, entfernt werden (Fig. 46).

Ueber die dorsale Fläche des *Lobus medius* zieht sich rechts ein

Längswulst hin, so dass links von diesem eine mehr vertiefte Partie bleibt, die dem Oesophagus anlagert. Vorn springt von der dorsalen Fläche des *Lobus medius* (links von der erwähnten Längskante) ein kleines zipfelförmiges Läppchen frei nach links in die Bauchhöhle vor.

Caudal- und dorsalwärts zieht sich der *Lobus medius* in einen meist nur kurzen Fortsatz aus, in dessen Spitze die *V. cava posterior* eintritt; es ist das der *Lobus descendens* (Klaatsch; Hohlvenenfortsatz der Leber, Hochstetter), der hier beim Frosch, wie bei den Anuren überhaupt, sehr reducirt erscheint im Gegensatz zu den Urodelen, wo er sehr lang ist. Die *V. cava posterior* tritt, nachdem sie den *Lobus descendens* und den *Lobus medius* durchsetzt hat, an dem cranialen, rein quer verlaufenden Rande des *Lobus medius* wieder aus.

In natürlicher Lagerung der Eingeweide erscheint der *Lobus descendens* von rechts nach links abgeplattet; er kehrt eine Fläche nach rechts, die andere nach links, und somit eine Kante ventral-, die andere dorsalwärts. Die letztere setzt den vorhin erwähnten Längswulst an der Dorsalfläche des *Lobus medius* fort. Wird die frische, aus dem Körper genommene Leber auf eine horizontale Unterlage gelegt, so dreht sich der *Lobus descendens* so, dass nunmehr die eigentlich rechte Fläche ventralwärts, die eigentlich linke Fläche dorsalwärts blickt (Fig. 41 u. 42).

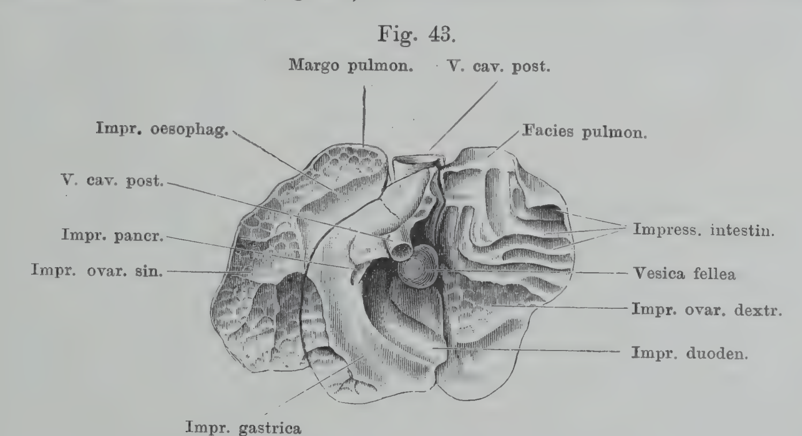
Aus der rechten wie aus der linken Fläche des *Lobus descendens* ist meistens ein dreieckiges, mit seiner Basis der Lobusspitze entsprechendes Substanzstück gewissermaassen herausgeschnitten, so dass hier beiderseits die *V. cava posterior*, von Lebersubstanz nicht bedeckt, frei zu Tage liegt (Fig. 41 u. 42). Der Defect ist an der linken Fläche grösser als an der rechten, im Speciellen jedoch Schwankungen unterworfen. Gelegentlich findet man hier das Lebergewebe in grösserer Ausdehnung reducirt, so dass nur je ein schmaler Substanzzipfel dem ventralen und dem dorsalen Rande der Vene anliegt; in anderen Fällen ist wieder von einem Defecte überhaupt nicht die Rede, und die Vene wird sofort bei ihrem Eintritt in den *Lobus descendens* allseitig von Lebergewebe umgeben.

Der *Lobus medius* und der *Lobus descendens* gehen am Dorsalumfang der Leber ohne deutliche Grenze continuirlich in die *Pars posterior* des linken Leberlappens über, scheinen dagegen mit der *Pars anterior* desselben Lappens nicht zusammenzuhängen. Dieser Eindruck entsteht dadurch, dass der linke Hauptast der Lebervene über die Dorsalfläche der *Pars communis lobi sinistri*, zwischen *Pars*

anterior und *Pars posterior*, und auch über die Dorsalfläche des *Lobus medius*, dem Lebergewebe partiell eingelagert, hinwegtritt.

Lobus dexter. Von den beiden Seitenlappen der Leber ist der rechte der einfacher gestaltete. Er ist platt, kuchenförmig, nach seiner lateral-caudalen Peripherie hin dünner werdend, medial-vorn am dicksten. Im Ganzen ist er dreieckig gestaltet: eine Kante liegt medial, eine zweite cranial, die dritte lateral-caudal. Die craniale und die lateral-caudale Kante gehen unter spitzem Winkel in einander über; der Uebergang der lateral-caudalen Kante in die mediale ist dagegen stark abgerundet, so dass die Form des Gesammtlappens auch mehr vierseitig werden kann. Die mediale Kante ist die, an die der *Lobus medius* anstösst: dies geschieht in der vorderen Hälfte ihrer Länge, doch so, dass ein kleiner Zipfel des Lappens nach vorn hin über das Wurzelgebiet vorspringt: *Cornu anterius lobi dextri.* Die mediale Kante ist in ihrer vorderen Hälfte dick und bietet eine nach innen blickende Fläche: *Facies cardiaca*; sie begrenzt die *Fossa cardiaca* auf der rechten Seite. Die caudale Hälfte der medialen Kante ist dünn, zugeschärft und frei. An der vorderen Kante des rechten Lappens liegt eine cranial- und dorsalwärts blickende dreieckige *Facies pulmonalis* (Fig. 43). Die lateral-caudale Kante ist dünn,

Fig. 43.



Dieselbe Leber wie in Fig. 40. (Weibchen von Rana esculenta.) Dorsalseite. Das deutliche Relief der Oberfläche war dadurch bedingt, dass die etwas gequollenen Oviducte die Bauchorgane gegen die Leber angedrückt hatten. Insofern ist es Kunstproduct; doch werden so die Berührungsgebiete der verschiedenen Eingeweide auf der Leber deutlich.

zugeschärft. Von den beiden Flächen des rechten Lappens blickt eine, die convex ist, ventralwärts, sie liegt überall der Bauchwandung an; die andere, concave, blickt dorsalwärts, sie deckt vor Allem die Schlingen des Mitteldarmes und medial noch die Gallenblase und einen

kleinen Theil der *Pars posterior* des linken Lappens. Beim Weibchen kommt eine mehr oder minder grosse Partie dieser Fläche auch in Berührung mit dem rechten Ovarium, durch das, bei starker Entwickelung, der Mitteldarm sogar ganz von der Berührung mit dem rechten Leberlappen ausgeschlossen sein kann. Auch der rechte Oviduct kann noch von der lateral-caudalen, dorsalwärts gekehrten Kante des rechten Leberlappens berührt werden. In Folge der grossen Beweglichkeit des Darmes und des Ovariums kommen hier viele Schwankungen vor. Auch das Duodenum kann noch zur Berührung mit der Dorsalfläche des rechten Lappens kommen (Fig. 43). Die *Facies pulmonalis* ist von der Dorsalfläche des Lappens manchmal durch eine besondere Verdickung abgesetzt.

Am linken Lappen sind, wie schon bemerkt, die *Pars communis*, die *Pars anterior* und die *Pars posterior* zu unterscheiden, letztere beiden durch die *Incisura intralobaris* getrennt. Die *Pars communis* wird durch eine in der medialen Begrenzung dieser Incisur gelagerte Substanzbrücke hergestellt, die in den vorderen und hinteren Theil des Lappens übergeht, vom hinteren manchmal etwas deutlicher abgesetzt. Sie ergänzt die *Facies cardiaca*, die sich hauptsächlich an der vorderen Hälfte des linken Lappens findet und, wie die am rechten Lappen, medialwärts blickend, die *Fossa cardiaca* begrenzt. Die *Pars anterior lobi sinistri* ist etwa herzförmig contourirt, mit caudalwärts und nach links gerichteter Spitze. Die Basis liegt medial, an der eben schon genannten *Facies cardiaca*. Auch der linke Leberlappen springt nach vorn mit einer stumpfen Verlängerung (*Cornu anterius lobi sinistri*) vor. Die Kante der *Pars anterior lobi sinistri* ist durchweg schmal, zugeschärft; ihr vorderer Abschnitt kommt zur Berührung mit der linken Lunge, doch bildet sich eine besondere *Facies pulmonalis* nicht aus, da die Berührung zwischen beiden Organen nur eine lineare ist. Dies liegt an dem Oesophagus, der sich zwischen beide drängt (Fig. 43). Die dorsale concave Fläche der *Pars anterior lobi sinistri* deckt somit vor Allem den Oesophagus und auch noch den Anfang des Magens (*Facies oesophagea*, in die *Facies gastrica* übergehend). Beim Weibchen kann durch starke Ausdehnung des linken Ovariums ein grosser lateraler Theil der *Pars anterior lobi sinistri* mit dem letztgenannten Organ in Berührung kommen. Der mediale Rand dieses Lappens deckt einen Theil der *Pars posterior lobi sinistri* von der Ventralfläche (Fig. 40); das entsprechende Gebiet an der Dorsalfläche des vorderen Lappens kann als *Facies hepatica*

bezeichnet werden. Ueber diese *Facies hepatica* zieht der aus dem Lappen kommende Lebervenenast hinweg, um, nachdem er dorsal über die *Pars communis lobi sinistri* getreten ist, sich mit dem hinteren linken Ast zu vereinigen. Dies wird an der Dorsalfläche der Leber erst sichtbar, wenn man die *Pars obtecta* des hinteren linken Lappens aufhebt. Die convexe ventrale Fläche der *Pars anterior lobi sinistri* liegt der Bauchwand an.

Die *Pars posterior lobi sinistri* wird an ihrem Ventralumfange links durch die *Pars anterior lobi sinistri*, rechts durch den *Lobus dexter* überlagert. Es liegt somit nur ein Theil der ventralen Fläche als *Facies libera* der ventralen Bauchwand an; die beiden seitlich davon gelegenen Partieen sind *Facies obtectae.* Die Gesammtform des Lappens ist etwa fünfeckig; die schmale Basis des Fünfecks liegt an der *Pars communis*, die Spitze ist caudalwärts gekehrt. Der caudal und nach rechts gekehrte freie Rand des Lappens ist manchmal tief gespalten. Die Dorsalfläche dieses Lappens kommt mit vielen Organen in Berührung. Deutlich ausgeprägt pflegt besonders eine *Facies (Impressio) duodenalis* zu sein; links und caudal von ihr macht sich die *Facies gastrica* bemerkbar. Beide, entsprechend der Krümmung beider Organe gebogen verlaufende Flächen werden durch einen manchmal ziemlich stark entwickelten Kamm getrennt, der sich zwischen beide Organe eindrängt. Auch die Gallenblase wird noch von dem linken hinteren Lappen berührt, und schliesslich beim Weibchen das linke Ovarium.

Dass der rechte Rand der *Pars posterior lobi sinistri* sich auf die Dorsalfläche des rechten Lappens schiebt, ist zwar als Regel zu constatiren, doch wird gelegentlich auch das Entgegengesetzte beobachtet.

In der Tiefe der *Incisura intralobaris* findet sich auf der Ventralfläche der *Pars posterior lobi sinistri* der diesen Lappenabschnitt verlassende Ast der *V. hepatica.* Er verläuft eine Strecke weit, von Lebergewebe nicht bedeckt, ihm aber fest eingelagert, medialwärts, über die Dorsalfläche der *Pars communis lobi sinistri* und vereinigt sich mit dem von dem vorderen Lappenabschnitt kommenden Ast. Das so entstandene Gefäss verbindet sich mit der *V. cava posterior.*

b) Gefässe und Nerven der Leber.

b) Gefässe und Nerven der Leber.

Blutgefässe der Leber.

Die Leber erhält ihr Blut von der *A. hepatica*, der *V. portae* und der *V. abdominalis.* Die *A. hepatica* ist ein Ast der *A. coeliaca*, die ihrerseits aus der *A. intestinalis communis* ihren Ursprung nimmt, und zwar bildet die *A. hepatica*

mit der *A. gastrica ventralis* zusammen die letzten Endäste der *A. coeliaca*, so dass die Leberarterie auch als Ast der ventralen Magenarterie aufgefasst werden kann. Von der *A. hepatica* geht die *A. cystica* ab. Ueber das Verhalten der Arterienäste innerhalb der Leber wird in einem nächsten Abschnitt gehandelt werden. — Die Leber ist ferner in den venösen Kreislauf eingeschaltet, und empfängt venöses Blut von den meisten Organen der hinteren Körperhälfte. Wie im zweiten Theile geschildert wurde, sind zwei Pfortadern zu unterscheiden: die *V. abdominalis*, die Blut von den hinteren Extremitäten, der Harnblase, der ventralen Bauchwand, der Gallenblase und dem Herzen sammelt, und die eigentliche, intestinale Pfortader, deren Ursprungsgebiet durch den Magen, den gesammten Darm, die Milz und das Pankreas repräsentirt wird. Beide Gefässe stehen an der Leber mit einander in Verbindung durch den im zweiten Theil als *R. descendens* der *V. abdominalis* bezeichneten Ast. Ueber die Vertheilung des Blutes beider Gefässe auf die einzelnen Abschnitte der Leber ist etwas Sicheres nicht anzugeben. In der unten folgenden Darstellung des mikroskopischen Baues der Leber sind unter „Pfortaderästen“ immer die Aeste beider zuführenden Lebervenen verstanden.

Die Aeste der *Vena hepatica*, die das gesammte Blut aus der Leber abführen, münden in die *V. cava posterior* aus, da, wo sie aus dem cranialen Umfang des *Lobus medius hepatis* heraustritt. Die Endabschnitte der Lebervenen sind der Lebersubstanz nur oberflächlich eingelagert und daher schon bei äusserer Betrachtung erkennbar. Am kräftigsten ist die linke *V. hepatica*, die in der Tiefe der *Incisura intralobaris* sichtbar wird; da sie mächtiger ist als die caudal von der Leber gelegene Strecke der *V. cava posterior*, so erscheint letztere vielmehr als ein Zufluss zu ihr. Die den beiden Abschnitten des linken Lappens entstammenden Venen können auch für sich in die *Cava posterior* einmünden. Das freie Stück der rechten Lebervene ist sehr kurz. Oberflächlich sichtbar ist dann oft noch eine über die Ventralfläche des *Lobus medius* verlaufende Vene (s. Theil II, Fig. 127 a. S. 419).

Lymphgefässe der Leber.

Von grösseren Lymphräumen ist es der *Sinus sternalis*, der einen ausgedehnteren Theil der Leberoberfläche bespült. Er breitet sich vor der Ventralfläche des *Lobus medius* aus und schiebt sich auch eine Strecke weit in die *Ligamenta coronaria hepatis* vor. Der Sinus folgt der aus der Leber heraustretenden *V. cava posterior*, vor Allem an der Ventralseite; aber auch an der Dorsalseite der Vene wird das Peritoneum durch eine Fortsetzung des *Sinus sternalis* mehr oder minder vollständig abgehoben (bei *Rana fusca* in vollständigerem Umfang als bei *Rana esculenta*). Der *Sinus sternalis* ist wohl das Hauptsammelbecken für die Lymphe der Leber. Ob auch directe Abflussbahnen zum *Sinus subvertebralis* (etwa in Begleitung des hinteren Abschnittes der *Vena cava posterior*) bestehen, ist mit Sicherheit nicht bekannt.

Nerven der Leber.

Sympathische, dem *Plexus coeliacus* (Theil II, S. 226) entstammende Nervenäste verlaufen mit der *A. hepatica* und treten mit deren Aesten in die Leber ein.

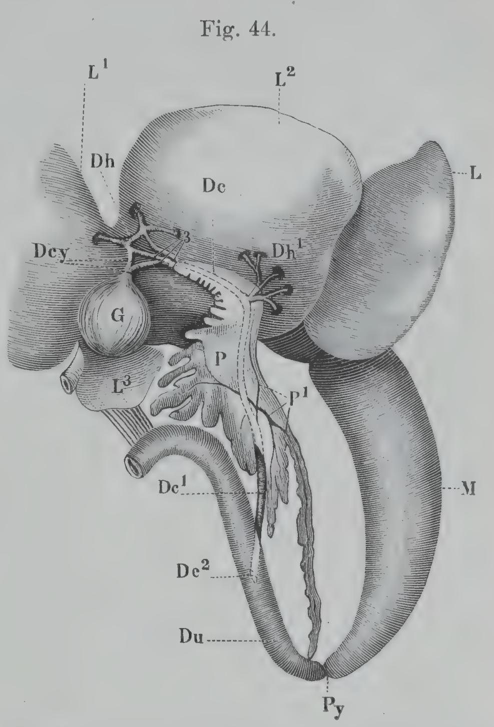
c) Ausführungsgänge der Leber. Gallenblase.

c) Ausführungsgänge der Leber. Gallenblase.

Aus der Leber führen eine Anzahl grober Ausführungsgänge, *Ductus hepatici*, heraus und münden in einen gemeinsamen *Ductus*

choledochus, der sich in das Duodenum öffnet. Wie den meisten Fleischfressern in allen Wirbelthierclassen kommt dann auch dem Frosch eine Gallenblase zu, dazu bestimmt, die in den Nahrungspausen continuirlich abfliessende Galle aufzuspeichern. Sie besitzt zwei Verbindungen (*Ductus cystici*), eine mit dem rechten Leberlappen und eine zweite mit dem *Ductus choledochus*. Auf dem Wege der letzteren Verbindung gelangt auch der Inhalt der Gallenblase in das Duodenum.

Fig. 44.



Pankreas mit Ductus choledochus, Ductus pancreatici und Ductus hepatici. (Nach Wiedersheim aus der ersten Auflage, etwas verändert.)

L^1 rechter Leberlappen. L Pars anterior des linken Leberlappens. L^2 Pars posterior des linken Leberlappens. L^3 Lobus descendens der Leber. G Gallenblase. Dcy Ductus cystici. Dc Ductus choledochus, innerhalb des Pankreas (der Ductus ist punktirt). Dc^1 Extrapankreatischer Theil des Ductus choledochus. Dc^2 Einmündung des Ductus choledochus in das Duodenum. Dh, Dh^1 Ductus hepatici. P Pankreas. P^1 Ductus pancreatici. M Magen. Py Pylorus. Du Duodenum.

Der *Ductus choledochus* ist ein derber, dickwandiger Canal, der in die Substanz des Pankreas eingelassen ist. Er beginnt an der cranialen Spitze des *Processus hepaticus* des Pankreas, durchsetzt diesen Drüsenfortsatz, sowie den Körper und einen Theil des *Processus duodenalis* des Pankreas und tritt aus dem letzteren wieder heraus, um in das Duodenum einzumünden. Das letzte Stück des Ductus durchsetzt den *Processus pancreatico-duodenalis* des *Sinus subvertebralis*. Auf dem Wege durch das Pankreas nimmt der *Ductus choledochus* noch die *Ductus pancreatici* auf (s. S. 110).

Die Weite des *Ductus choledochus* ist eine ungleiche. Die Darmmündung ist sehr verengt, aber dicht hinter ihr, noch in der Wand des Duodenums, liegt eine beträchtliche Erweiterung. v. Brunn, der dies zuerst constatirte, bestimmte an einem mittelgrossen Exemplar (Species?) für den Gang ausserhalb des Duodenums ein Lumen von 0,09 bis 0,1 mm; für die Erweiterung 0,34 mm; für die Mündung 0,026 mm. — Die Ein-

mündung in das Duodenum erfolgt in kurzer Entfernung von dem Pylorus.

Die Derbheit des Ganges bei *Rana esculenta* gestattet leicht die Einführung einer Canüle zum Zwecke der Injection; schwerer ist dies bei *Rana fusca*, wo der Gang zarter und enger ist (v. Ebner).

Auf seinem Wege durch den *Processus hepaticus* des Pankreas nimmt der *Ductus choledochus* die *Ductus hepatici* auf, die dorsal von den Aesten der *V. abdominalis* und der Pfortader, im Gebiet der *Porta hepatis*, aus der Drüse heraustreten. Ein stärkerer Gallengang tritt aus der Dorsalfläche des rechten Lappens (zusammen verlaufend mit dem rechten Ast der *V. abdominalis*); er giebt den *Ductus cysticus dexter* ab und verbindet sich ausserdem mit *Ductus hepatici*, die aus dem *Lobus medius* und aus der *Pars communis lobi sinistri* heraustreten.

Die letztgenannten feineren Aeste bilden zwischen dem *Lobus medius* der Leber und dem Pankreas Netze (in Fig. 44 nur sehr schematisch angedeutet). Der *Ductus hepaticus dexter* tritt in die Spitze des *Processus hepaticus* des Pankreas ein und verbindet sich hier mit dem *Ductus cysticus sinister* zum *Ductus choledochus*. — Eine besondere Einmündungsstelle in den *Ductus choledochus* besitzen die *Ductus hepatici*, die aus der *Pars posterior* des linken Lappens austreten. Meist sind ein kräftiger und einige dünnere Gänge vorhanden. Ihre Einmündung in den *Ductus choledochus* erfolgt an der Stelle, wo der *Processus hepaticus* des Pankreas aus der longitudinalen Richtung nach rechts umbiegt (Fig. 44); sie laufen zusammen mit den Aesten, die aus der Vereinigung der Pfortader und des *R. descendens V. abdominalis* hervorgehen. — Die Anordnung der *Ductus hepatici* zeigt im Einzelnen manche Varianten; manchmal besitzt ein Gang einen längeren selbstständigen Verlauf durch das Pankreas. Goeppert fand auch einmal eine Verbindung eines *Ductus hepaticus* mit einem *Ductus pancreaticus*. (Da das durchschnittliche Normalverhalten doch erst aus einer grösseren Anzahl von Einzeluntersuchungen festzustellen wäre, habe ich vorläufig die alte, der ersten Auflage entstammende Figur beibehalten. Für erneute Untersuchungen möchte ich Injection von alkoholischer Schellacklösung, von der Gallenblase aus, empfehlen.)

Die Gallenblase ist ein im gefüllten Zustande kugelig in die Leibeshöhle vorspringendes Gebilde, das am ventralen Umfang des *Lobus medius* seine Lage hat. Die durch die dünne Wandung durchscheinende Galle verleiht der Gallenblase eine tief schwarzgrüne Fär-

bung. Zum bei Weitem grössten Theil vom Peritoneum überzogen, blickt sie fast allseitig frei in den Peritonealraum; nur ein kleiner Bezirk ihrer Oberfläche ist unbedeckt vom Peritoneum und blickt in den *Sinus lymphaticus sternalis.* In diesem Hilusgebiet geht die Gallenblase in zwei *Ductus cystici* über, die meist dicht neben einander sich an die Blase anschliessen, und von denen der eine als *Ductus cysticus dexter*, der andere als *Ductus cysticus sinister* bezeichnet werden kann. Der rechte Gallengang steht in Verbindung mit dem aus dem rechten Leberlappen herauskommenden *Ductus hepaticus*, kann aber auch selbstständig aus der Leber heraustreten; er verläuft von rechts nach links gegen die Gallenblase hin, so dass, nach der Verlaufsrichtung zu schliessen, man ihn als einen *Ductus afferens* der Gallenblase (*Ductus hepatico-cysticus*) ansprechen möchte. Im Gegensatz dazu zieht der *Ductus cysticus sinister* von der Gallenblase aus nach links, tritt in den *Processus hepaticus* des Pankreas und vereinigt sich innerhalb desselben mit dem *Ductus hepaticus dexter* zum *Ductus choledochus*, so dass er mehr als ein *Ductus efferens* (*Ductus cysticus* s. str.) imponirt. Beide Gänge divergiren somit von der Gallenblase aus, einen cranialwärts offenen Winkel bildend, und zugleich leicht bogenförmig gekrümmt (caudalwärts concav). (Fig. 44.)

In der Nachbarschaft der beiden *Ductus cystici* tritt die *A. cystica* an die Gallenblase heran, und die *V. cystica* (*V. vesicae felleae*, Th. II, S. 412) von dem Organ weg, letztere, um in die *V. abdominalis* einzumünden. In Begleitung der Arterie verlaufen sympathische Fasern, die den mit der *A. hepatica* verlaufenden Stämmchen entstammen.

Die Gallenblase ist in die rechte Platte des *Ligamentum falciforme* eingeschlossen, unmittelbar bevor dieselbe auf die Leber übergeht.

Physiologische Untersuchungen über die Bedeutung der beiden Gallengänge sind mir nicht bekannt. Das Vorhandensein zweier Gänge, ihre verschiedene Verlaufsrichtung, und das Verhalten der *Ductus hepatici*, die an weit von einander getrennten Stellen in den *Ductus choledochus* einmünden, legen aber offenbar eine Anzahl von Fragen nahe, die einer experimentellen Prüfung wohl zugänglich sein dürften, und die besonders das Verhalten der Gallenblase zu der den verschiedenen Leberlappen entstammenden Galle betreffen. Unter Berücksichtigung der vielen Schwankungen, denen das Verhalten der Gallenblase zu der Leber und dem *Ductus choledochus* bei den Wirbelthieren unterworfen ist, darf wohl vermuthet werden, dass in der Hungerperiode das Secret aller Leberlappen in die Gallenblase geleitet wird, dass aber nach der Nahrungsaufnahme, wenn die Gallensecretion reichlicher vor sich geht, wenigstens das Secret des mittleren und linken Lappens direct in den *Ductus choledochus* und in den Darm fliesst. Selbst für das Secret des rechten Lappens liegt die Möglichkeit vor, die Gallenblase zu vermeiden.

d) Verhalten der Leber zum Peritoneum.

d) Verhalten der Leber zum Peritoneum.

Die Leber ist zum bei Weitem grössten Theil ihrer Oberfläche vom Peritoneum überzogen, das ihr eng anliegt. Das Peritoneum tritt an sie heran an verschiedenen Stellen und bildet dabei mehrere Ligamente. 1. Das sogenannte dorsale Lebergekröse tritt am dorsalen Umfang des *Lobus medius* und des *Lobus descendens* an die Leber und befestigt diese an der dorsalen Leibeshöhlenwand. Es geht caudalwärts continuirlich in das Mesenterium des Dünndarmes über. 2. Das *Ligamentum hepato-cavo-duodenale* geht von der ventralen Kante des *Lobus descendens hepatis* aus und spannt sich mit ventralwärts freiem Rande caudalwärts zu dem Körper des Pankreas und dem *Duodenum* herüber. In diesem Ligament verläuft die *V. cava posterior* zur Leber; es setzt sich ebenfalls ohne scharfe Grenze in das dorsale Mesenterium des Dünndarmes fort. Manchmal sind der *Lobus descendens hepatis* und die *Flexura secunda* des Duodenums einander bis zur Berührung genähert, und das *Lig. hepato-cavo-duodenale* ist dann fast auf Null reducirt. Der ventrale freie Rand des Ligamentes bildet, zusammen mit einem anschliessenden Abschnitt der ventralen Kante des *Lobus descendens hepatis*, die dorsale Begrenzung des *Foramen epiploicum.* 3. Die *Ligamenta coronaria hepatis* (*dextrum* und *sinistrum*) spannen sich zwischen den medialen Rändern der *Cornua anteriora* beider Leber-Seitenlappen einerseits und dem Pericardium, dem *Sinus venosus* und der *V. cava posterior* andererseits aus. 4. Das *Ligamentum falciforme hepatis* tritt von der ventralen Bauchwand aus mit weit aus einander weichenden Blättern zum Ventralumfang des *Lobus medius.*

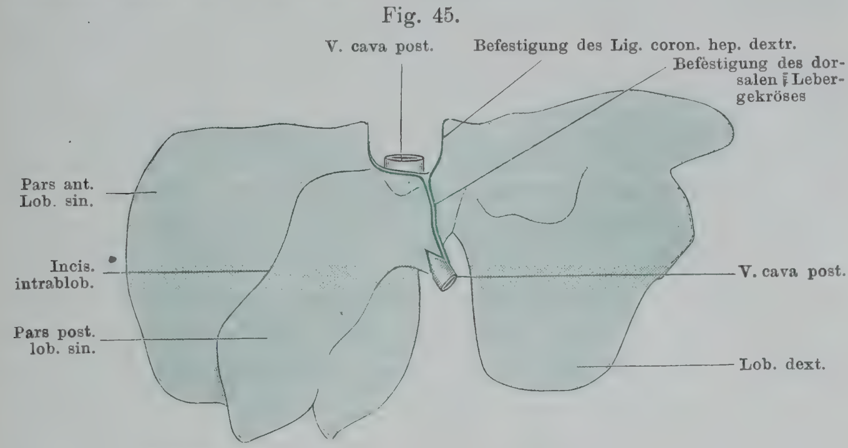
Somit besitzt die Leber dorsale und ventrale Gekröse. Das Nähere hierüber wird in dem das Peritoneum behandelnden Capitel erörtert werden.

Die Grenzlinie des Peritonealüberzuges ist natürlich continuirlich in sich geschlossen; sie scheidet die peritoneal bekleideten von den unbekleideten Partien und verläuft folgendermaassen.

Dorsal ziehen (Fig. 45) längs der scharfen longitudinalen Kante des *Lobus medius* und des *Lobus descendens* dicht neben einander die beiden Linien entlang, in denen das sogenannte dorsale Lebergekröse an die Leber herantritt. Caudal gehen die beiden Platten des genannten Gekröses auf die *V. cava posterior* über. An der Leber selbst verlaufen somit die Grenzlinien beider Peritonealplatten ent-

sprechend der caudalen Spitze des *Lobus descendens* an deren rechtem und linkem Umfang ventralwärts. Am ventralen Umfang der Lobusspitze kommen sie wieder nahe an einander, ziehen erst noch dicht

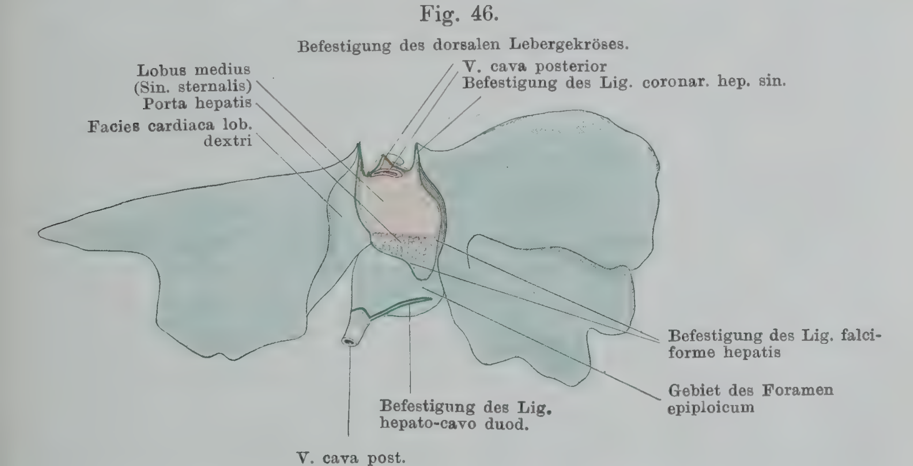
Fig. 45.



Leber von der Dorsalseite (dasselbe Präparat wie Fig. 42), mit den Grenzen des Peritoneums (grün).

neben einander eine Strecke weit cranialwärts und gehen dann in einander über. So begrenzen sie noch einen mehr oder minder langen Streifen des Lappens am ventralen Umfang (oder schon der rechten

Fig. 46.



Leber von der Ventralseite (nach dem Präparat Fig. 41), mit den Grenzen des Peritoneums. Grün: Peritoneum, braun: Auskleidung des Sinus lymphaticus sternalis.

Fläche): die Abgangslinie des *Ligamentum hepato-cavo-duodenale* (Fig. 46).

Verfolgt man die beiden Grenzlinien des Peritoneums von der oben zum Ausgang genommenen Befestigungslinie des dorsalen Leber-

gekröses weiter cranialwärts, so findet man sie am cranialen Rande des *Lobus medius* weit aus einander weichen (Fig. 45). Jede von ihnen, die rechte wie die linke, strebt zu dem *Cornu anterius* des entsprechenden Seitenlappens hin (dabei muss die linke über die oberflächlich gelagerte *V. hepatica sinistra* hinwegtreten) und zieht am dorsal-medialen Rande des Cornu cranialwärts. An der Spitze des Hornes biegt sie um und zieht nun ventral von der eben geschilderten Grenzlinie am medialen Rande des *Cornu anterius* wieder caudalwärts. Die beiden Grenzlinien am vorderen Horn des Seitenlappens jeder Seite bilden die Abgangslinie des *Ligamentum coronarium hepatis*. Jedes *Ligamentum coronarium* (*dextrum* und *sinistrum*) besteht somit aus zwei Blättern, die am scharfen cranialen Rande des Ligamentes in einander übergehen. Beide Lamellen sind jedoch im vorderen Theile des Ligamentes so eng an einander gelagert, dass ihre bindegewebige Grundlage eine einheitliche Platte darstellt, und nur in der dorsalen und ventralen Epithellage die Doppellamellennatur zum Ausdruck kommt. So ist also auch die Befestigung an der Leber eine ganz lineare. Weiter caudal weichen dagegen die beiden Blätter aus einander, indem sich eine Fortsetzung des *Sinus sternalis* zwischen sie schiebt. Die ventrale Anheftungslinie des *Ligamentum coronarium* folgt, am ventralen Umfang der Leber, der Grenze zwischen dem *Lobus medius* und dem *Lobus lateralis* (sowohl rechts, wie links), so dass zwar die *Facies cardiaca* jedes Seitenlappens noch vom Peritoneum überzogen wird, die Ventralfläche des *Lobus medius* aber nicht mehr. Längs der lateralen Ränder des *Lobus medius* hinziehend, gehen die peritonealen Befestigungslinien beider Seiten in einander über, nachdem sie vorher noch das dreieckige Gebiet der *Porta hepatis* umschlossen haben (Fig. 46). Am Ventralumfang der Leber sind somit die beiden Befestigungslinien des Peritoneums weit von einander getrennt; die Peritonealplatten, die hier an die Leber herantreten, sind die ventralen Hälften der *Laminae mediastinales*, die zusammen das *Ligamentum falciforme hepatis* bilden.

Dem geschilderten Verlaufe der peritonealen Befestigungslinie entsprechend werden die beiden Seitenlappen der Leber fast allseitig vom Peritoneum überzogen. Eine Ausnahme machen nur die medial-dorsalen Ränder der *Cornua anteriora*, an denen sich die *Ligamenta coronaria* befestigen. Anders steht die Sache mit dem *Lobus medius* und dem *Lobus descendens*. Dorsal zieht über beide Lappen die schmale Befestigungslinie des dorsalen Lebergekröses hin; sie ist sehr schmal, da die Grundlage auch dieses Gekröses eine einheitliche Bindegewebslamelle ist, und der Charakter der peritonealen Duplicatur nur in dem doppelseitigen Epithelbelag zum Ausdruck kommt. Schmal ist auch der am ven-

tralen Umfang des *Lobus descendens hepatis* gelegene Befestigungsstreifen des *Ligamentum hepato-cavo-duodenale*; derselbe ist zugleich in longitudinaler Richtung variabel ausgebildet und kann auch sehr kurz sein. Am grössten unter den vom Peritoneum nicht bedeckten Gebieten ist das am ventralen Umfang des *Lobus medius* gelegene Feld, das von der Befestigungslinie des *Ligamentum falciforme hepatis* umgrenzt wird: seine vordere rechteckige Partie blickt, von Endothel überzogen, in den *Sinus sternalis*, und nur eine Anzahl dünner Fäden gehen von ihr aus durch den Sinus hindurch zur Dorsalwand des Pericards; das hintere dreieckige, der Leberpforte entsprechende Feld wird von verschiedenen Gebilden (Pankreas, Gallen- und Gallenblasengängen, Gefässen, Nerven) überlagert. Vom *Lobus medius* ist somit peritoneal bekleidet nur die Dorsalfläche, rechts und links von der Anheftung des dorsalen Lebergekröses; vom *Lobus descendens* nur die rechte und linke Fläche und ein verschieden ausgedehnter Abschnitt der ventralen Kante, zwischen der *Porta hepatis* und dem *Ligamentum hepato-cavo-duodenale*. In diesem Gebiet geht also der Peritonealüberzug von der rechten Fläche des *Lobus descendens* continuirlich in den der linken Fläche über: es ist das Gebiet des *Foramen epiploicum*. — Die meisten vom Peritoneum überzogenen Theile der Leber blicken in den Hauptraum der Leibeshöhle, nur die linke Fläche des *Lobus descendens* und *Lobus medius* blicken in die *Bursa hepato-enterica*.

e) Zur Entwickelungsgeschichte der Leber.

e) Zur Entwickelungsgeschichte der Leber.

Nach Hammar wird beim Frosch die Leber aus der entodermalen Zellenmasse differenzirt, die sich unmittelbar caudalwärts vom Herzen befindet. Diese Zellenmasse wölbt sich beim Embryo ventralwärts hervor und bildet somit eine Leberprominenz. In sie geht eine Verlängerung des Darmlumens hinein. Diese Verlängerung scheint schon bei eben abgeschlossenem Gastrulationsprocesse vorhanden zu sein und bald die Gestalt eines caudalwärts gerichteten Ganges anzunehmen. Mit Goette nennt Hammar diese Verlängerung des Darmlumens die Leberbucht. Dadurch, dass die Zellmasse der Leberprominenz von vorn her vom Darm abgetrennt wird, wandelt sich die Richtung des Ganges in eine cranialwärts gehende um. Nach vollzogener Abschnürung hat die Leberanlage die Form eines dickwandigen Blindsackes, dessen Seitenwände hauptsächlich Wandungen des *Ductus choledochus* werden, während die um den Grund des Blindsackes gelegene Zellmasse sich zu trabeculärem Leberparenchym differenzirt. Eine kleine, schon frühzeitig auftretende Aussackung an der ventralen Wand giebt den Ort der werdenden Gallenblase an; sie wird allmählich vertieft und bildet eine gestielte Blase, die *Vesica fellea* und den *Ductus cysticus*. — In Betreff der Frage nach der Entstehung des trabeculären Baues der Leber glaubt Hammar für den Frosch sich der Ansicht von Shore anschliessen zu können, wonach die netzförmige Einwucherung der Gefässe eine Auftheilung der Zellmasse am Grund der Leberbucht in Trabekel bewirkt. — Etwas anders lauten über die erste Leberanlage die Angaben von Weysse und Shore. Hammar erklärt die abweichenden Befunde damit, dass Shore die ersten Stadien übersehen, Weysse dagegen einem nur vorübergehend vorhandenen Zwischenstadium eine irrige und zu grosse Bedeutung beigelegt hat.

f) Bau der Leber.

f) Bau der Leber.

Am Aufbau der Leber betheiligen sich verschiedene Bestandtheile. Der wesentlichste, das eigentliche Leberparenchym, besteht in der

Hauptsache aus sich verästelnden Schläuchen, die unter einander zusammenhängen. Aus grossen Leberzellen gebildet, werden sie im Inneren von sehr feinen centralen Lumina, den Gallencapillaren, durchsetzt, die, entsprechend dem Verhalten der Schläuche, ebenfalls netzförmig anastomosiren. Abweichungen von diesem Bau und Besonderheiten sind später namhaft zu machen. Zwischen den Schläuchen befinden sich vor allen Dingen sehr reichlich entwickelte Blutcapillaren, die die Schläuche umspinnen. In ihrer Begleitung findet sich spärliches Bindegewebe (Gitterfasern). Reichlichere Bindegewebszüge begleiten die grösseren Pfortaderäste und enthalten gleichzeitig die Aeste der *A. hepatica*, die gröberen Gallengänge und Nerven. Haufen von dunkel, braun oder schwarz, pigmentirten Zellen finden sich zu verschiedenen Jahreszeiten und unter verschiedenen Lebensbedingungen in wechselnder Anzahl, fehlen aber nie ganz. Ihre Lage ist noch nicht ganz sicher bestimmt; zum Theil gehören sie jedenfalls dem lymphatischen System der Leber an. Auf ihrer Oberfläche wird die Leber zum grössten Theil von der Serosa überzogen; wo ihr der *Processus hepaticus* des Pankreas eng anliegt, stösst Lebergewebe dicht an Pankreasgewebe an.

Die genannten Bestandtheile erfordern gesonderte Betrachtung.

Zur Literatur über die Leber des Frosches.

Ueber die historische Entwickelung der Kenntniss vom Bau der Amphibien-, speciell der Froschleber und den derzeitigen Stand dieser Kenntniss sind noch einige Bemerkungen vorauszuschicken. 1849 untersuchte Hyrtl die Leber der Amphibien, allerdings vor Allem die der Urodelen. An dieser gelang ihm die von ihm selbst als sehr schwierig bezeichnete Injection der Gallenwege, neben der der Blutgefässe. Hyrtl constatirte, dass die Gallencapillaren vollständig geschlossene Netze bilden, welche bei jeder Durchschnittsrichtung als dieselben weitmaschigen Retia sich darstellen. — Der Wunsch, den complicirten und schwer verständlichen Bau der Säugethierleber durch die Erforschung der als einfacher vermutheten Verhältnisse bei niederen Vertebraten zu klären, war dann Veranlassung zu den im Jahre 1866 veröffentlichten Untersuchungen von Hering, denen sich bald darauf die von Eberth anschlossen. Letzterer hat in der Folgezeit die Kenntniss der Amphibien-, speciell der Froschleber, ganz besonders bereichert und gefördert. Auch Hering und Eberth suchten über das Verhalten der secernirenden Gänge in der Leber mit Hülfe der Injectionsmethode Klarheit zu erlangen. Hering injicirt von der Gallenblase aus, Eberth entweder vom *Ductus choledochus* (gute Resultate mit *Argentum nitricum*), oder, nach Unterbindung des *Ductus choledochus*, subcutan, unter die Haut der Knie- oder Ellenbogenbeuge (indigoschwefelsaures Natron). Beide Forscher erhielten übereinstimmende Resultate, die den Aufbau der Leber aus unter einander zusammenhängenden, mit einschichtigem Epithel ausgekleideten Schläuchen kennen lehrten. Eberth machte dabei auch schon auf laterale, blind endigende Seitenzweige der axialen Gallengänge aufmerksam. Eberth wies ferner auf ein Moment

hin, das in der Folgezeit eine wichtige Bedeutung erlangte: das Vorhandensein von „zweierlei Substanzen“ in der Leber der Amphibien, das bei Proteus schon früher, von Leydig (1857, Histologie) beobachtet war; er machte zugleich eine Reihe sehr wichtiger Beobachtungen über Pigmentbildungen in der Amphibienleber, sowie ihre Abhängigkeit von den äusseren Lebensbedingungen und der Jahreszeit, Punkte, die schon früher durch E. H. Weber und Remak dem allgemeinen Interesse näher gerückt waren. Zur weiteren Kenntniss von der Structur der Froschleber trugen noch verschiedene Forscher bei, vor Allen neuerdings Braus in seiner grossen, auf alle Wirbelthierclassen bezüglichen Monographie, die das Verständniss für den Zusammenhang der Leber der Säuger mit der der niederen Vertebraten wesentlich gefördert hat. Verschiedene Einzelheiten wurden behandelt durch Ponfick, A. Leonard, Retzius u. A.

Für Fragen der allgemeinen Zellstructur und Zellfunction sind die Leberzellen des Frosches durch Kupffer (1875) und Flemming (1882) geradezu zu einem classischen Untersuchungsobject geworden. Von den zahlreichen Autoren, die nach jenen beiden genannten Forschern die Structur der Froschleberzellen unter verschiedenen Bedingungen studirten, seien genannt Langley, A. Leonard, Stolnikow, Lahousse, Shore und Jones.

Die Biologie der Froschleber wurde ausserdem noch durch Beobachtungen von verschiedenen Seiten um wichtige Punkte bereichert; ich nenne die Arbeiten von Ponfick, Siebel (Verhalten gegen Fremdkörper), Luchsinger, Barfurth (Glycogenbildung), Loewit (Gallenfarbstoffbildung) und von den schon erwähnten Autoren: Langley, A. Leonard, Lahousse.

Trotzdem somit schon eine grössere Literatur über die Froschleber, ihren Bau und ihre Functionen vorliegt, bleiben doch noch manche ungelöste Fragen. Die Zahl derselben ist durch Beobachtungen von Oppel und Braus an der Proteusleber, auch für die Froschleber nur noch vermehrt worden.

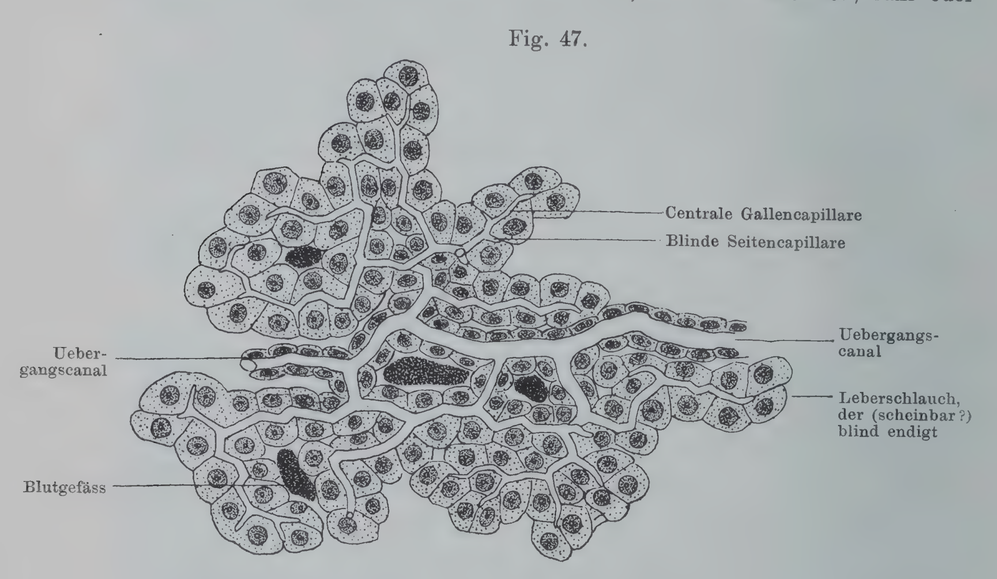
Was die im Nachfolgenden gegebene Darstellung anlangt, so ist noch Zweierlei zu bemerken. 1. Die Schilderung beruht, abgesehen von eigenen Beobachtungen an *Rana esculenta*, in erster Linie auf den Angaben von Hering, Eberth, A. Leonard und Braus. Von diesen Autoren untersuchte Hering: *Rana esculenta* und *temporaria*, sowie *Hyla arborea*; Eberth: *Rana esculenta* und *temporaria*, sowie *Bufo cinereus* und *Bombinator igneus*; A. Leonard: *Rana esculenta* und *temporaria*; Braus: *Rana fusca*. Wo die Autoren die Speciesbezeichnung „*temporaria*“ angeben, ist wohl meist „*fusca*“ gemeint. Hering bemerkt, dass die beiden Ranaarten und *Hyla arborea* sich hinsichtlich ihres Leberbaues im Wesentlichen gleich verhalten, dass aber Hyla bei Injection der Gallengänge schönere Bilder giebt, als Rana. Eberth statuirt Differenzen zwischen Fröschen und Kröten in Bezug auf die Menge der Pigmentablagerung. A. Leonard giebt an, dass auch die Leber von *Rana esculenta* sich von der bei *Rana temporaria* sehr verschieden verhalte, und fügt hinzu, dass der Zusammenhang zwischen diesen Verschiedenheiten und der Lebensweise der beiden Arten ein ganz offenbarer sei. Genaue Angaben über die Art der Verschiedenheiten werden aber nicht gegeben; die speciellen Thatsachen, die die Verfasserin mittheilt, beziehen sich auf *Rana temporaria*. Die neueste, umfassende und auf alle Wirbelthierclassen ausgedehnte Darstellung des Leberbaues, von Braus, legt für die Anurenleber die Befunde bei *Rana fusca* zu Grunde, und da ich in der nachfolgenden Schilderung die Angaben von Braus hauptsächlich zu berücksichtigen haben werde, so sind dieselben also zunächst als für *Rana fusca* gültig anzusehen.

Mit Rücksicht auf die Bemerkung von A. Leonard wäre eine specielle Vergleichung des Leberbaues bei den einheimischen Ranaarten sehr erwünscht. 2. Aelteren und neueren Angaben zu Folge lässt auch die Froschleber Beeinflussungen ihres Aufbaues durch die verschiedenen Lebensbedingungen, vor Allem durch die Jahreszeit, erkennen. Auf diesen Punkt, vor Allem auf die specielle Art der Beeinflussung, komme ich im Folgenden noch zurück; hier ist aber das schon zu betonen, dass eine systematische Untersuchung der fraglichen Veränderungen noch nicht für alle Punkte durchgeführt ist, wenn auch A. Leonard in dieser Hinsicht eine Anzahl wichtiger Beobachtungen mitgetheilt hat. Diese sind am Schlusse dieses, die Leber behandelnden Capitels zusammengestellt.

α) Das Leberparenchym.

Wie schon bemerkt, kann die Leber des Frosches in der Hauptsache als eine verästelt-tubulöse, reticuläre Drüse bezeichnet werden, d. h. sie besteht aus verästelten Schläuchen, die unter einander zusammenhängen. Auf dem Querschnitt erscheinen die Leber-Tubuli aus drei, aber auch aus vier, fünf oder

Fig. 47.



Ein System von Leberzellenschläuchen mit den zugehörigen Uebergangscanälen aus der Froschleber. Die Gallengänge waren mit Höllenstein injicirt. Nach Eberth. (Virchow's Archiv, Bd. 39.) In den Bezeichnungen verändert. Die Wandungen der Blutgefässe sind auch im Original nicht ausgeführt.

sechs Zellen zusammengesetzt. Schläuche, deren Querschnitt nur aus zwei Zellen besteht, kommen ebenfalls vor (Braus). Die Leberzellen sind gross, grösser als z. B. die von *Tropidonotus natrix*, aber kleiner als die von *Salamandra maculata*. Schwankungen der Grösse kommen vor. Nach Lahousse soll fünf bis sechs Stunden nach der Nahrungsaufnahme das Volum der Zellen vergrössert sein. Von der Jahreszeit abhängige Schwankungen der Grösse werden später erwähnt werden. Die Form der Leberzellen ist cubisch oder polyedrisch; Loewit giebt an, auch mehrfach Leberzellen mit langen Fortsätzen gesehen zu haben. Eine Membran ist nicht vorhanden, doch verdichtet sich das Protoplasma der Peri-

pherie besonders, und namentlich an der den Gallencapillaren zugekehrten Seite ist dieses Ectoplasma deutlich (s. Gallencapillaren).

Auch die Kerne der Leberzellen sind gross; sie liegen excentrisch, an der Aussenseite des Schlauches, also an derjenigen Wand der Zellen, welche die Blutgefässe berührt (Hering, Eberth). Hin und wieder sind zwei Kerne in einer Zelle vorhanden. Am Kern unterscheidet Lahousse die Membran, ein spärliches chromatisches Gerüst, ein oder zwei Nucleolen, und besondere Granulationen, von denen die einen chromatisch, die anderen achromatisch sind. — Als besondere Nebenkörper der Leberzellen des Frosches hat Braus längliche Körper beschrieben, die meist nahe der Zellmembran liegen oder in directer Berührung mit ihr stehen (Fig. 49).

Die feinere Structur der Froschleberzelle anlangend, so unterschied hier bekanntlich Kupffer zuerst eine feinkörnig fibrilläre Substanz als Protoplasma, und eine der Masse nach überwiegende hyaline Substanz als Paraplasma. Flemming bestätigte im Wesentlichen Kupffer's Schilderung, und erweiterte dieselbe dahin, dass bei Winterfröschen die gering vertretene Fädenmasse (Kupffer's Protoplasma) meist an der dem Gallengang zugekehrten Seite der Leberzelle localisirt ist, während die Fetttröpfchen constant an der Kernseite, d. h. Blutgefässseite, angehäuft liegen. Freie Körner, wie sie Kupffer zwischen den Fädenmassen fand, bestätigte Flemming und constatirte ihr gelegentliches Vorkommen auch im Paraplasma.

Langley, und ebenso Lahousse, unterscheiden das protoplasmatische Netzwerk und die in den Maschen desselben gelegenen paraplasmatischen Bestandtheile. In letzteren werden noch unterschieden: runde Granula oder Microsomen, die wahrscheinlich aus Proteïnkörpern bestehen; Fettkügelchen, Glycogen und eine hyaline Grundmasse. Pigment wurde schon von Eberth zwar als selten und spärlich, aber doch vorkommend hingestellt und wird von Lahousse und A. Leonard bestätigt. Loewit konnte es niemals mit Sicherheit nachweisen; gewiss ist jedenfalls, dass die Hauptmasse des Leberpigmentes nicht in den Leberzellen selbst liegt.

Menge und Vertheilung der erwähnten Bestandtheile unterliegen grossen Schwankungen, die von der Functionsperiode der Leber, der Jahreszeit und anderen Momenten abhängen. Die erwähnten (albuminoiden) Granula werden von Langley und Lahousse als bei der Gallenbildung direct betheiligt aufgefasst; sie liegen nach Langley bei einem augenblicklich hungrigen (nicht fastenden) Sommerfrosch durch die ganze Zelle verstreut, sind dagegen während des Winters nur in einer inneren Zellzone angeordnet. Elf Stunden nach der Nahrungsaufnahme sind sie fast oder ganz verschwunden (Lahousse). Glycogen ist bei hungernden Sommerfröschen spärlich, bei Fröschen zu Anfang des Winters reichlich vorhanden; in letzterem Fall nimmt es den äusseren Theil der Zelle ein. Das Maximum des Fettgehaltes findet Langley auffallender Weise im Februar und März. — Glycogen und Fett werden durch Nahrungsaufnahme vermehrt, bei Nahrungsenthaltung vermindert.

In den Leberzellen von frisch gefangenen Frühlings- und Sommerfröschen konnte Loewit bisweilen Gallenfarbstoff nachweisen; in der Gefangenschaft gehaltene Winterfrösche zeigten denselben niemals.

Im Zusammenhang mitgetheilt seien hier noch die speciellen Angaben über die Leberzellen von *Rana fusca*, ihre Einschlüsse und ihr differentes Verhalten zu den verschiedenen Jahreszeiten, die Alice Leonard macht.

Die Grösse der Zellen ist danach in den verschiedenen Monaten nicht gleich. Sie ist am geringsten im April, am grössten im November. Der Julifrosch kommt hinsichtlich der Grösse der Leberzellen dem Novemberfrosch am nächsten.

Der längste Durchmesser der Leberzellen wurde bestimmt, wie folgt:

November	December	April	Juni	Juli
0,0292	0,0162	0,012	0,0172	0,0274 mm

Die Bestimmung der Zahl der Zellen, die auf einem Gebiet von bestimmter Ausdehnung vorhanden ist, führte zu einem analogen Ergebniss; diese Zahl war am grössten im April, am kleinsten im November:

November	December	April	Juni	Juli
58,68	112,06	290,06	232,06	73,04

Da das Gesammtvolum der Leber im April sein Minimum erreicht, so bedeutet die Vermehrung der Leberzellen in einem gegebenen Volumen um diese Jahreszeit natürlich keine Zunahme der Gesammtzahl.

Von Einschlüssen unterscheidet A. Leonard nach dem differenten Verhalten gegenüber Farbstoffen: eosinophile Körper, die kohlehydratreiche Gebilde (Glycogen) darstellen sollen, ferner nigrosinophile Körner, die wohl eiweissreiche Verbindungen enthalten, und (in Canadabalsam) homogene, helle Massen, die als fettreiche Substanzen aufgefasst werden. Diese Substanzen sind einem von der Jahreszeit abhängigen Wechsel unterworfen, der sich so vollzieht, dass im November die grossen, gut genährten Leberzellen in ihrem fetthaltigen Stroma *eosinophile* und *nigrosinophile* Mikrosomen einschliessen (Vorrath von Eiweiss und kohlehydratreichen Substanzen in besonderen Körpern), während im April, nach Aufbrauch dieser aufgespeicherten Vorräthe, das Protoplasma grösstentheils geschwunden und auf eine geringe Umgebung der (vergrösserten) Kerne reducirt ist, auch keine Einlagerungen mehr enthält. — (Inwieweit die chemische Deutung, die A. Leonard den verschieden gefärbten Substanzen giebt, richtig ist, bleibe dahingestellt; s. auch die Angaben in dem die Function der Leber behandelnden Abschnitt.)

Auch die Grösse der Kerne schwankt mit der Jahreszeit, nach Alice Leonard, in der Weise, dass das durchschnittliche Maximum der Kerngrösse in einer Zeit liegt (April), wo die Grösse der Zellen ein Minimum ist. Doch constatirte A. Leonard andererseits gerade die grössten Kerne (Riesenkerne) im Juli; da es aber daneben noch sehr viel kleine giebt, so wird die Durchschnittsgrösse kleiner als im April. Ein weiteres Kriterium für den Wechsel der Zustände, dem die Kerne unterliegen, findet A. Leonard in ihrem Verhältniss gegen Färbemittel (Safranin und Hämatoxylin). Im April sind fast alle Kerne blau; im Juni liegt das Maximum der rothen Kerne. Von den oben erwähnten Riesenkernen der Julifrösche unterscheidet A. Leonard, auf Grund der Färbbarkeit, nicht weniger als sieben verschiedene Arten.

β) Gallencapillaren.

Das Centrum der Schläuche wird von den sehr feinen Gallencapillaren durchsetzt. Entsprechend dem Zusammenhang der Schläuche enden auch die centralen Gallencapillaren (alle?) nicht blind, sondern gehen in einander über, so

ein grobmaschiges Gitter bildend, in dessen Maschen die Blutgefässe liegen, von den Gallencapillaren durch die Leberzellen getrennt. Braus bezeichnet daher diese groben Netzmaschen als vasozonale Netze. Fig. 48 giebt eine Darstellung solcher vasozonalen Netze der Gallencapillaren an einem Chromsilberpräparat der Leber von *Rana fusca*, nach Braus. Häufig trifft man auf Schnitten das Lumen eines Gefässes von sehr regelmässig gestellten Leberzellen kranzförmig umgeben. In den typischen Schläuchen werden die Gallencapillaren von den Kanten mehrerer Leberzellen begrenzt; eine besondere, das Lumen der Schläuche zunächst umgebende Grenzmembran fand Eberth in der Froschleber und deutete sie als cuticulare Bildung. Sie wurde schon oben als verdichtete Ectoplasmaschicht bezeichnet.

Fig. 48.



Gallencapillaren von Rana fusca. Vasozonale Netze und blinde Seitencapillaren. Chromsilberimprägnation. Vergrösserung 1:600. Nach Braus.

Ob wirklich alle Leberzellenschläuche und Centralcapillaren netzförmig zusammenhängen, ist noch nicht zu sagen; Eberth hält es wenigstens für in hohem Maasse wahrscheinlich, dass auch blind endigende Schläuche vorkommen.

γ) Besonderheiten der Leberschläuche und Abweichungen vom tubulösen Bau.

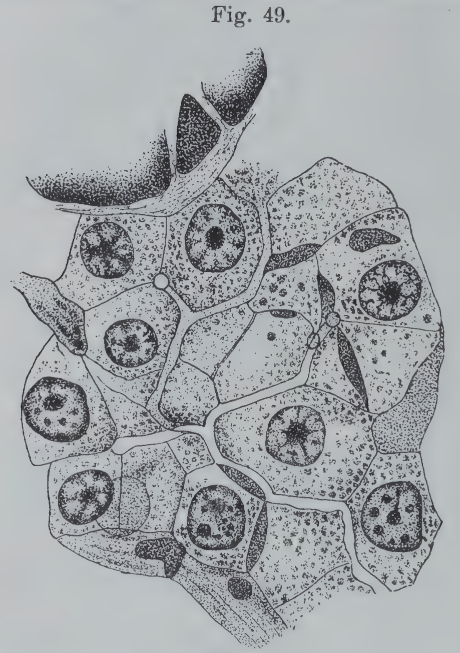
Die Lebertubuli zeigen einige wichtige Besonderheiten. Zunächst finden sich in ihnen Seitencapillaren, die von den centralen Gallencapillaren ausgehen und zwischen die Flächen der Leberzellen (also intercellulär) vordringen und blind endigen. Sie sind beim Frosch nur klein. Ferner kommen, wie schon angedeutet, Schläuche vor, deren Querschnitt nur aus zwei Zellen besteht. In diesen Schläuchen verlaufen die centralen Gallencapillaren somit nicht an den Kanten, sondern zwischen den Flächen der Zellen.

Als wichtigste Abweichung von dem rein tubulösen Drüsenschema aber findet sich eine Anordnung der Drüsenzellen nicht zu einem Schlauche, sondern zu einer Zellplatte, die aus einer oder zwei Zellschichten besteht (Braus). In diesen Zellplatten ist natürlich von Centralcapillaren nicht mehr die Rede, vielmehr verlaufen die Gallenwege unregelmässig zwischen den Zellen hindurch, indem jede Zelle mindestens an einer Stelle, oft aber an vielen, von Gallencapillaren berührt wird. In diesen Platten sind die Gallencapillaren zu cytozonalen Netzen (Braus) verbunden, die aus Anastomosen von Seitencapillaren hervorgegangen sind und bald nur eine, bald mehrere Zellen umgürten (mono- und polycytische oder uni- und pluricelluläre Netze). An diesen Zellplatten ist somit der rein tubulöse Bau am meisten verwischt.

Die Leber des Frosches zeigt nach den Angaben von Braus diese Zellplattenbildung nur in sehr geringem Grade; sie repräsentirt in der Hauptsache einen tubulösen netzförmigen Bau. Am stärksten ausgebildet sind die geschilderten Abweichungen vom tubulösen Typus bei Proteus; und hier vergleicht

Braus den Bau der Leber mit einem Balkenwerk von Leberzellen, dessen Balken bald dicker, bald dünner (aus mehr oder weniger Zellen auf dem Querschnitt zusammengesetzt) und stellenweise durch Bretter von verschiedener Dicke (ein- oder zweizellig) ersetzt sind. Die Balken sind in ihrem Centrum von den Gallencapillaren durchbohrt und diese Bohrungen der Balken setzen sich auch in die Bretter, d. h. in die flächenhaft ausgebreiteten Zellschichten, fort, und winden sich hier, wie Löcher eines Bohrwurms, sich hin und wieder verbindend, um schliesslich beim Uebergang in die Balken in deren Centralbohrungen zu münden (Braus).

Fig. 49.



Zellplatte aus der Leber von Rana fusca. In den Zellplatten längliche Nebenkörper. (Sublimatessigsäure, Bordeaux-R.-Eisenhämatoxylin. Vergrösserung: 1:1300.) Nach Braus.

Es sind somit, um dies noch einmal zu betonen, zwei Arten von Netzbildungen der Gallencapillaren innerhalb der Froschleber zu unterscheiden. Ein gröberes, aus vasozonalen (d. h. Blutgefässe umgebenden) Maschen bestehendes Netz kommt zu Stande durch die Anastomosen der Schläuche und ihrer centralen Gänge. Letzteren sitzen kurze blinde Seitenästchen an. Ein zweites, feineres Netzwerk kommt zu Stande durch Umbildung der Schläuche zu Zellplatten, innerhalb deren die intercellulären Seitenästchen der Gallencapillaren sich unter einander zu cytozonalen (d. h. Zellen umgebenden) Maschen vereinigen. Je nach der Zahl der umsponnenen Zellen sind die cytozonalen Maschen (mono- oder polycytisch) verschieden gross. —

Wie erwähnt, giebt Braus an, dass die Leber von *Rana fusca* die Abweichungen vom rein tubulösen Bau nur in sehr geringem Maasse zeige. Es scheint aber auch für die Anurenleber eine Beeinflussung dieses Verhältnisses durch die Jahreszeit vorzukommen. A. Leonard wenigstens giebt an, dass zu manchen Zeiten und zwar im April, der Typus des Leberbaues von *Rana temporaria* sehr viel schwerer zu erkennen ist, als sonst. Diese Angabe steht im vollen Einklang mit Beobachtungen von Braus an der Salamandrinenleber. Auch diese lässt eine gewisse Labilität in der Anordnung ihrer histologischen Elemente erkennen, die auch das eigentliche Leberparenchym betrifft. Die Leberzellen können sich gegen einander verschieben und bald Schläuche, bald Zellplatten formiren. Die verschieden reichliche Entwickelung der Pigmentzellen innerhalb der Salamandrinenleber ist von Braus als Grund dieser Erscheinung erkannt worden: starke Entwickelung der Pigmentzellmassen bedingt eine weitgehende Umlagerung der Leberzellen zu Zellplatten, während pigmentarme Lebern den tubulösen Bau reiner zeigen. Mit dieser Anschauung fand Braus auch das Verhalten bei *Rana fusca*, so wie es seine Präparate zeigten, in Einklang: die

Pigmentzellmassen waren spärlich vertreten, der tubulöse Bau der Leber sehr ausgesprochen und wenig gestört. Braus hat diesen Befund als ein für alle Mal für die Anurenleber gültig aufgefasst, beeinflusst wohl auch durch die später zu erörternde Anschauung von Eberth über die Lage der Pigmentzellen in der Froschleber. Die oben erwähnte Aeusserung von A. Leonard über die schwere Erkennbarkeit des tubulösen Baues in der Leber des Aprilfrosches verdient aber um so mehr Beachtung, als gerade im April A. Leonard auch den stärksten Reichthum der Leber an Pigmentzellen constatirt hat. Es wäre somit wünschenswerth, dass auch für die Froschleber der Einfluss der Jahreszeit und der von ihr abhängigen Pigmentzellenansammlung auf die Lagerung und Umlagerung der secernirenden Elemente speciell verfolgt würde.

δ) Ausführende intrahepatische Gallengänge.

Die gröberen, innerhalb der Leber verlaufenden Gallengänge bilden (Hering) bei allen Wirbelthieren ein die Pfortaderzweige umspinnendes, weitmaschiges Netz. Sie sind mit einer einfachen Lage niedriger platter Zellen ausgekleidet, die einer bindegewebigen Wand aufsitzen. Die feineren Gänge, „Uebergangscanäle", bestehen nach Eberth beim Frosch aus einer äusserst zarten, bindegewebigen Hülle, die kaum mehr als eine besondere Wandung wird aufgefasst werden können, und einer einfachen Schichte kleiner Plattenzellen, die meist rasch gegen das Leberparenchym sich vergrössern und in Leberzellen übergehen. Das Lumen der Gänge vermindert sich nur wenig gegen das Drüsengewebe und häufig entsenden sie kurze Seitenzweige von einer Lichtung, wie die Gallencapillaren.

Ihre Anordnung ist die gleiche, wie die der gröberen Gänge, indem sie bald engere, bald weitere Maschen bilden, die zum grössten Theil von den Blutgefässen ausgefüllt werden. In diesen Uebergangscanälen beobachtete Eberth, wie in den feinsten Gallengängen, eine zarte, doppelt contourirte Schicht, die er als Cuticula der Plattenzellen auffasst. Sie wird durch Argentum nitricum gebräunt.

ε) Bindegewebe der Leber.

Auf ihrer Oberfläche ist die Leber zum grössten Theil von einer nicht sehr dicken Bindegewebsschicht bekleidet, die, soweit die Leberoberfläche in den Peritonealraum blickt, von dem Serosaepithel bedeckt ist. Stellenweise, so dort, wo der *Processus hepaticus* des Pankreas eng der Lebersubstanz anliegt, fehlt sie: hier stossen Leber- und Pankreasgewebe unmittelbar an einander. Andererseits ist in dem Bereiche der *Porta hepatis*, wo die grösseren Gallengänge austreten, das Bindegewebe gerade sehr reichlich entwickelt.

Im Inneren der Froschleber ist Bindegewebe nur spärlich entwickelt. Reichlichere Züge begleiten die grossen Pfortaderäste; in ihnen finden sich die gröberen Gallengänge und die Aeste der *A. hepatica.* Eine besondere gesetzmässige Anordnung dieser Bindegewebszüge, etwa der Art, dass dadurch mehrere Tubuli zu Einheiten höherer Ordnung zusammengefasst würden, lässt sich bisher nicht erkennen, obwohl die Oberfläche der Leber manchmal makroskopisch eine ziemlich regelmässige Felderung aufweist, wie Anfangs erwähnt. — Gitterfasern, die die zwischen den Tubulis verlaufenden Capillaren umspinnen, kommen nach Braus der Leber der Amphibien in ziemlich reichlicher Menge zu. — Erinnert sei hier noch an eine alte Angabe von Boll: derselbe findet nach Auspinseln der Leberzellen neben dem Netz der Capillaren „ein deutliches Netz anastomo-

sirender areolärer Bindegewebszellen". Die Zellen selbst sind ziemlich gross, mit grossen, runden, körnigen Kernen ausgestattet.

Die von Eberth 1867 beschriebenen pigmentlosen und pigmentirten „Stromazellen" der Froschleber werden von Oppel und Braus für Wanderzellen, also für der Leber fremde Elemente gehalten; sie werden daher erst später zur Sprache kommen.

Als fixe Elemente der Leber sind ferner die Ponfick'schen „Zinnoberzellen" mehrfach aufgefasst worden; nach den Untersuchungen von Oppel und Braus an der Proteusleber ist mir aber auch für sie der lymphatische Charakter wahrscheinlicher.

Schliesslich ist noch zu erwähnen, dass auch für die Froschleber das Vorkommen von Elementen, die den Kupffer'schen „Sternzellen" der Säuger entsprechen sollen, angenommen worden ist (Loewit; Kupffer selbst glaubte in einem Theil der Ponfick'schen Zinnoberzellen solche „Sternzellen" sehen zu dürfen, und andere Autoren haben die Identität beider Elemente ebenfalls ausgesprochen). Die ganze Frage erlangt aber durch die neuerdings von Kupffer vertretene Anschauung, dass die Sternzellen der Säugerleber das mit phagocytären Eigenschaften versehene Endothel der Leberläppchencapillaren repräsentiren, ein ganz neues Aussehen, und vom Standpunkt dieser neuen Auffassung aus werden alle die Beobachtungen eine erhöhte Bedeutung erlangen, die auf eine besondere Function der Capillar-Endothelien hinweisen. In dieser Hinsicht sei auf die unten folgenden Angaben verwiesen (auf die Wichtigkeit der Siebel'schen Befunde in diesem Zusammenhang hat schon S. Mayer aufmerksam gemacht).

Die von Loewit in Isolationspräparaten der Froschleber nicht selten gefundenen unregelmässig zackigen, vielfach sternförmigen Zellen, die auch vielfach mit Einschlüssen von dunkelbraunem bis schwarzem Pigment, sowie mit Hämoglobin- und Gallenfarbstoffeinschlüssen gefunden werden, sind, eben weil nur in Isolationspräparaten beobachtet, ihrer Lage nach nicht bestimmbar. Loewit hält sie für fixe Elemente des Lebergewebes, und zugleich für Repräsentanten der Kupffer'schen Sternzellen bei den Säugern. Ebenso gut könnten es aber Wanderzellen sein, deren verschiedene Formen eben durch die Bewegungserscheinungen der Zellen erklärbar wären.

ζ) Verhalten der Blutgefässe innerhalb der Leber.

Die grösseren Pfortaderäste (worunter, wie oben, S. 126, bemerkt, sowohl die Aeste der *V. portae*, wie die Aeste der *V. abdominalis* verstanden sind) werden innerhalb der Leber von den schon erwähnten Bindegewebszügen begleitet, in denen auch die gröberen Gallengänge, sowie die Aeste der *A. hepatica* liegen. Aus den kleineren Pfortaderästen geht dann das Capillarnetz hervor, das die Lebertubuli umspinnt. Das Verhältniss des Blutgefässnetzes zu dem Netz der Gallencapillaren innerhalb der Amphibienleber wurde von Hyrtl (1849) in einem viel wiederholten Vergleiche dargestellt: man denke sich ein feinstes Drahtgitter durch die Lücken eines Gitters von massiven Eisenstäben durchgeflochten; was zwischen Draht und Eisenstäben offen bleibt, wird durch die Leberzellen ausgefüllt. Hering fügt hinzu, dass Draht und Eisenstäbe (deren Gitterwerk als im Raume ausgebreitet zu denken ist) überall um den Durchmesser einer Leberzelle von einander abstehen. In dem angeführten Bilde ist natürlich das Gitterwerk von Eisenstäben das Netz der Blutgefässe, das Drahtgitter das Netz der Gallencapillaren.

Die Frage nach dem Verhältniss der Leberarterie zur Pfortader innerhalb der Froschleber kann noch nicht als erledigt gelten. Alice Leonard injicirte bei *Rana temporaria* die Leberarterie mit Carminleim, während gleichzeitig durch die Pfortader ein Strom von Sublimatlösung geschickt wurde. Das Ergebniss war, dass die Carminleimmasse nur die Gefässe füllte, die dem in Begleitung der Pfortaderäste und der grösseren Gallengänge befindlichen Bindegewebe eingelagert sind, aber nicht über den Bereich des Bindegewebes vordrang. Die Verfasserin schliesst daraus, dass die Leberarterie nur das Bindegewebe und die Wandung der Gallengänge versorgt. Dies Resultat steht in Widerspruch mit einem älteren, von Hyrtl gewonnenen, von dem es freilich nicht ganz klar ist, wie weit es für die Species Rana Gültigkeit hat. Hyrtl constatirte durch Injection der *A. hepatica* und der *V. portae* bei vielen Amphibien- und Reptilienformen (speciell genannt werden am Anfang mehrere Urodelen, im weiteren Verlaufe der Mittheilung auch Chelonier und Ophidier; an einer Stelle auch „ungeschwänzte Batrachier“), dass die letzten Ausläufer der Arterien keine Netze bilden, sondern sämmtlich in die grobstämmigen Capillarnetze der Pfortader einmünden. Er kommt so, wenigstens für Amphibien und Reptilien, zu dem Schlusse, dass die Leberarterie nicht nur nutritive Bedeutung für das Lebergewebe besitzt, sondern mit der Pfortader zusammen dem Organ ein Gemisch von arteriellem und venösem Blut liefert, aus dem die Leberzellen die Galle bereiten. — Bei diesem Widerspruch dürfte eine erneute Untersuchung unerlässlich sein, deren Anordnung allerdings eine andere sein müsste, als die nicht einwandfreie von A. Leonard.

Auch die Anfänge der *V. hepatica* sind noch nicht mit Sicherheit erkannt. A. Leonard glaubt annehmen zu dürfen, dass sie in Gefässen zu sehen sind, die sich in den später zu erwähnenden Pigmentzellgruppen finden. Dieselben sollen in ziemlich regelmässigen Abständen über die Leber vertheilt sein, mit dem circumtubulären Capillarnetz zusammenhängen, aber als grössere Pfortaderäste darum nicht anzusehen sein, weil sie nicht, wie diese, in den Bindegewebszügen liegen. Letzteres Kriterium kann ich darum nicht anerkennen, weil auch zweifellose Pfortaderäste (deren Zusammenhang mit grossen Stämmen nachweisbar ist) noch bei ziemlich beträchtlichem Kaliber ihre Bindegewebsumhüllung verlieren. Manche sehr dünnwandige Querschnitte mittelgrosser Gefässe sieht man ganz eng von einem Kranz regelmässig gestellter Leberzellen umgeben — ob diese aber als Anfänge der Lebervene zu betrachten sind, kann ich nicht entscheiden.

Durch Injection von Höllensteinlösung gelang es Eberth, bei gelungener Reaction, stets, die Gefässwand (der Capillaren, wie der Uebergangsgefässe) in der Amphibienleber in grössere kernhaltige Spindelzellen aufzulösen. — In den Endothelzellen der Gefässe, die sich in der Nachbarschaft der später zu erwähnenden Pigmentzellhaufen finden, glaubt Eberth Pigmentbildung als mitunter vorkommend annehmen zu dürfen. Auch A. Leonard erwähnt Pigmentbildung in den Endothelien dieser Gefässe. — Im Anschluss hieran sei noch einer von Siebel erlangten Vorstellung gedacht. Auf Grund der Erscheinungen, die sich nach Injection von Indigo in die Bauchvene oder den Rückenlymphsack des Frosches beobachten liessen, schliesst Siebel, dass die Zellen, welche die Pfortadercapillaren bilden, die Fähigkeit haben, feste, in der Blutbahn kreisende Partikel zurückzuhalten. Die injicirten Farbstoffpartikel fanden sich in den Capillaren längs der Wandungen. Durchspülung der Leber mit Kochsalzlösung schafft die in den Capillaren befindlichen Farbstoffpartikel nicht heraus; sie müssen also von den Endothelzellen sehr energisch festgehalten werden. In gleicher

Weise festhaltend wirkt das Endothel auf farbstoffbeladene Leukocyten, die sich im Blute ansammeln. Eine Befreiung der Capillaren von den Farbstoffpartikeln findet nach Siebel dadurch statt, dass, allerdings langsam und in kleinen Portionen, der Farbstoff durch die Endothelien hindurchtritt und sich der Galle zugesellt, und dass ausserdem die mit dem Farbstoff beladenen Leukocyten aus den Blutgefässen in die Lymphräume übertreten.

Der Anschauung von Loewit zu Folge können auch die Endothelzellen der Gefässe rothe Blutkörperchen aufnehmen und zur Zerstörung bringen.

Die letzterwähnten Beobachtungen und Schlüsse sind von besonderem Interesse mit Rücksicht auf die neuerdings von Kupffer vertretene Auffassung, dass die „Sternzellen" der Säugerleber die Endothelien der Leberläppchencapillaren repräsentiren, und dass diesen eine besondere phagocytäre Eigenschaft zukomme.

η) Lymphzellen, Pigmentzellen der Leber.

Eberth machte 1867 darauf aufmerksam, dass die Leber der Amphibien geradezu einen eigenen Typus, den „Batrachiertypus", repräsentire, der von dem zweiten, dem „Säugethiertypus" (bei Fischen, Reptilien, Vögeln und Säugern vertreten), durch das Vorkommen von „zweierlei Substanzen" ausgezeichnet sei. Die eine dieser beiden Substanzen ist das eigentliche Leberparenchym, die andere charakterisirt Eberth als vom bindegewebigen Gerüst getragene, häufig pigmentirte Zellmassen, die, nach ihrer Entwickelung und ihren vielfachen Beziehungen zum Stroma, selbst als Zellen der Bindesubstanz betrachtet werden müssen. Eberth unterschied die fraglichen Zellmassen als corticale und centrale; speciell für Rana gab er an, dass beide, die corticalen wie die centralen, nur in Spuren vorhanden seien. Deutlicher ausgebildet fand Eberth die corticalen Zellmassen (ausser bei Urodelen) bei Froschlarven und jungen Fröschen. Die Zellen sind, wie gesagt, mitunter pigmentirt. Von diesen „pigmentirten Stromazellen" wohl zu unterscheiden sind, nach Eberth, pigmentirte Zellen, deren Sitz der genannte Forscher in die Blutcapillaren und kleinsten Venen verlegt. Sie finden sich in verschiedener Reichlichkeit (s. u.), besonders ausgebildet in den Lebern von Winterfröschen oder gefangenen und hungernden Sommerfröschen. Die fraglichen Zellen sind rund oder oval und liegen bald vereinzelt, bald zu Gruppen von 4 bis 20 durch ein festeres Bindemittel vereinigt. Die Einzelzellen haben die Grösse farbloser Blutzellen des Frosches und enthalten das Pigment als gelbrothe, hellbraune und tiefschwarze feine Körnchen. Wo die Pigmentirung nicht zu intensiv ist, ist der Zellkern sichtbar. Durch Vermehrung der Pigmenttheilchen und fortschreitende Schwärzung werden die Zellen zu tiefschwarzen Kugeln und Klumpen umgebildet. Durch starke Vermehrung der Gruppen erhält die Leber einen dunkelen schwarzbraunen Ton; Lupenvergrösserung schon lässt erkennen, dass die Färbung keine diffuse ist, sondern von vereinzelten, theils grösseren, theils kleineren schwarzen Klumpen (eben den Zellgruppen) herrührt. Die Zellen zeigen lebhafte Bewegungserscheinungen.

Eberth kommt, wie erwähnt, zu der Vorstellung, dass diese Pigmentmassen der Froschleber innerhalb der Blutgefässe liegen, und dass weder im Gerüst, noch im Drüsenparenchym Pigmentzellen in grösserer Menge sich finden, ja dass, wenn wirklich dergleichen vorkommen, ihre Zahl verschwindend ist. Was die Natur der pigmentirten Zellen anlangt, so schloss Eberth, dass dieselben der Mehrzahl nach höchst wahrscheinlich melanöse, farblose Blutkörperchen, oder aber Abkömmlinge der Milzpulpa sind. Wahrscheinlich können aber

auch die Endothelzellen der Gefässe, in denen die Pigmentzellhaufen liegen, gelegentlich selbst pigmentirt sein.

Die besprochenen Pigmentmassen der Leber, die somit zu verschiedenen Zeiten und unter verschiedenen Bedingungen in wechselnder Menge vorhanden sind, aber, wie Eberth schliesslich erkannte, als normales Vorkommniss zu gelten haben, sind es, denen die Leber ihre wechselnde Färbung verdankt (s. oben, S. 120). Sie waren schon E. H. Weber und Remak bekannt, wurden von diesen aber unrichtig gedeutet. Auf Querschnitten durch die Leber sind sie ohne Weiteres deutlich sichtbar; auch davon, dass sie nicht pigmentirte Leberzellen darstellen, kann man sich sehr leicht überzeugen.

Fraglich ist dagegen geworden, inwieweit zweierlei, der Lage nach verschiedene Pigmentzellgruppen (intravasale und extravasale) in der Froschleber zu unterscheiden sind. Von den weiteren Literaturangaben hierüber ist noch Folgendes zu erwähnen.

Ponfick fand, nach Injection von Zinnober in die Bauchvene eines Frosches, innerhalb der Leber zahlreiche eigenthümliche Zellen mit Zinnober gefüllt. Von diesen „Zinnoberzellen“, wie sie von Ponfick selbst und auch sonst in der Literatur bezeichnet werden, waren einige pigmentlos, andere pigmentirt. Ponfick selbst hält diese Zinnoberzellen für identisch mit den von Eberth beschriebenen zwei Zellkategorien, betont aber, dass seiner Ansicht nach beide Formen, die pigmentirten wie die nichtpigmentirten, ausserhalb der Blutgefässe gelagert seien, und zwar in perivasculären Lymphräumen. Auch Alice Leonard, die die Leber des Frosches zu verschiedenen Jahreszeiten untersuchte, erwähnt an keiner Stelle intravasal gelagerte Pigmentzellhaufen, sondern, abgesehen von Pigmentirungen der Leberzellen selbst und der Endothelzellen, nur Pigmentzellhaufen, die zwischen den Tubulis um Blutgefässe herum liegen. A. Leonard meint sogar, eine bestimmte Regelmässigkeit in der Anordnung dieser Massen und der in ihnen befindlichen Blutgefässe, die sie für Anfänge der *V. hepatica* zu halten geneigt ist, zu erkennen, der Art, dass durch die erwähnten Gebilde vielleicht eine Zusammenfassung mehrerer Tubuli zu Einheiten höherer Ordnung (ähnlich den Läppchen der Säugerleber) angedeutet wäre. Die Angaben von Eberth scheint A. Leonard nicht gekannt zu haben. Auf weitere, die Pigmentzellhaufen betreffende Beobachtungen von A. Leonard komme ich noch zurück.

Die Zellen, die Eberth als pigmentirte und nichtpigmentirte „Stromazellen“ beschreibt, glaubt Loewit in Isolationspräparaten der Froschleber wieder zu finden als zackige, vielfach sternförmige Elemente. Die pigmentirten unter ihnen enthalten nicht nur Pigment, sondern auch gelegentlich Gallenfarbstoffeinschlüsse. Loewit schliesst daraus und aus anderen Beobachtungen, dass in den fraglichen Zellen, auch unter normalen Verhältnissen, rothe Blutkörperchen zu Grunde gehen; bei der Verarbeitung ihrer Trümmer soll neben dem Gallenfarbstoff auch das dunkle schwarze Pigment gebildet werden (siehe die Bemerkungen über die Leberfunction am Schlusse dieses Abschnittes). Loewit hält, wie schon bemerkt, die fraglichen Zellen für fixe Elemente der Leber und speciell für Repräsentanten der Kupffer'schen „Sternzellen“ der Säugerleber, auch für identisch mit einem Theil der Ponfick'schen Zinnoberzellen.

Neuere Untersuchungen über die Amphibienleber haben auch den Pigmentzellen in derselben besondere Beachtung geschenkt und dabei eine neue Auffassung über ihre Natur begründen lassen. Da sich aber diese Untersuchungen in erster Linie auf die Leber der Urodelen beziehen, und Eberth ganz bestimmt

einen Unterschied zwischen Urodelen und Anuren, hinsichtlich des Sitzes der Pigmentzellen betonte, so können die Ergebnisse jener Untersuchungen noch nicht ohne Weiteres auf die Froschleber übertragen werden. Doch müssen sie erwähnt werden.

Die Zellmassen, die Eberth bei Urodelen wie bei Anuren als Stromazellen auffasste, und die gelegentlich pigmentirt sein können, wurden von Oppel, auf Grund der Befunde bei Proteus, als innerhalb der Lymphgefässe gelegen erkannt. Oppel findet bei Proteus das Lymphsystem der Leber durch das ganze Organ hin, von Peripherie zu Peripherie, reich entwickelt und nicht viel weniger Raum einnehmend als das secernirende Parenchym. Es ist nicht mehr rein perivasculär, sondern hat sich von den Gefässbahnen emancipirt. In den Lymphräumen, die von einem bindegewebigen Gerüst getragen werden, liegen Lymphzellen und die „Inseln" von pigmentirten Zellen. Diese fasst Oppel nicht als Stromazellen, sondern als pigmentirte Wanderzellen auf, die nicht in der Leber entstehen, sondern in sie hinein wandern, und zwar zunächst vom Darm, vielleicht auch von anderen Organen aus. Principiell gleich lauten die Ergebnisse von Braus. Auch Braus erkennt in der Proteus-Leber grosse Lymphräume, und fasst die in ihnen befindlichen Pigmentzellen als dem Darm entstammende Wanderzellen auf. Doch ist die Beziehung der Lymphräume zu den Blutgefässen (als perivasculäre Lymphscheiden) nach Braus immer noch erkennbar. In Bezug auf die Urodelenleber kann somit als erwiesen gelten, dass hier grosse Lymphräume vorhanden sind, in denen sich neben pigmentlosen Leukocyten noch pigmentirte, wahrscheinlich dem Darm entstammende Wanderzellen finden. Dadurch gewinnen denn freilich auch die Auffassungen von Ponfick und A. Leonard über den Sitz der pigmenthaltigen Zellen in der Froschleber an Wahrscheinlichkeit, andererseits können natürlich Eberth's Angaben über den intravasalen Sitz dieser Pigmentzellhaufen noch nicht als widerlegt gelten. Vielmehr scheint auch Braus die Ansicht Eberth's von dem doppelten Sitz pigmenthaltiger Zellgruppen in der Froschleber zu theilen. Bei einem Exemplare von *Rana fusca* fand er spärliche, aber äusserst pigmentreiche Zellen zu mehreren oder einzeln in den Lymphscheiden der Gefässe, und bei solchen, welche zufällig wenig Pigment enthielten, liess sich ein typischer, wurstförmig gebogener oder fragmentirter Kern nachweisen. Diese Pigmentzellen haben also leukocytäre Natur, und für sie dürfte somit dasselbe gelten, wie für die Pigmentzellen der Urodelenleber. Da Braus in seinen Präparaten diese Zellen aber spärlich findet, glaubt er, — im Anschluss an die Eberth'sche Auffassung, dass stärkere Ansammlung von Pigmentzellen in der Froschleber nur innerhalb der Blutgefässe vorkommt, — für die Anuren eine Rückbildung, ja sogar ein Verschwinden der bei den Urodelen so reichlich entwickelten Lymphsäcke der Leber annehmen zu müssen, und bringt damit in Zusammenhang die Erscheinung, dass in der Anurenleber die Abweichungen vom tubulösen Bau viel geringer sind, als in der Urodelenleber (die starke Entwickelung der Lymphräume in der Leber der Urodelen wird von Braus als das Moment aufgefasst, das eine Verschiebung der Leberzellen gegen einander und eine Umformung der Schläuche zu Zellplatten zur Folge hatte). Eine Froschleber mit sehr starker Entwickelung der Pigmentzellhaufen scheint aber Braus selbst nicht untersucht zu haben. In Bezug auf das Verhalten einer solchen ist noch von Interesse eine von Alice Leonard mehr beiläufig gemachte, schon oben erwähnte Angabe: dass nämlich zu manchen Zeiten, z. B. im April, der tubulöse Bau der Froschleber sehr schwer zu erkennen ist. Nun ist aber gerade

der Pigmentzellen-Reichthum im April, wie A. Leonard findet, der grösste, und es liegt somit nahe, auch für die Froschleber etwas Gleiches zu vermuthen, als Braus für die Salamandrinenleber nachgewiesen hat: verschieden deutliche Ausprägung des tubulösen Baues zu verschiedenen Zeiten, und Coincidenz und wohl auch Causalzusammenhang dieser Erscheinung mit der variabel reichlichen Anhäufung von Pigmentzellen.

Berücksichtigt man alle diese Angaben, so wird man die Frage, ob wirklich zwischen der Leber der Urodelen und der der Anuren so weit gehende Unterschiede, wie bisher angenommen wurde, zu allen Zeiten bestehen, noch nicht mit Bestimmtheit bejahen können. Der Sitz der Pigmentzellhaufen in der Froschleber, zu verschiedenen Jahreszeiten und unter verschiedenen Lebensbedingungen der Thiere, wäre aufs Neue festzustellen, unter gleichzeitiger Berücksichtigung der mehr oder minder grossen Deutlichkeit des tubulösen Baues. Dabei dürften allerdings besondere Maassregeln nöthig sein, um über die intra- oder circumvasale Lage der Pigmentzellmassen zu einem sicheren Resultat zu gelangen. Aus meinen eigenen Präparaten geht jedenfalls das hervor, dass die Pigmentzellen und rothen Blutkörperchen sehr dicht an einander liegen. Das schliesst ja aber das Vorhandensein sehr dünner Scheidewände nicht aus. Auch Braus hat in der Proteusleber oft Mühe gehabt, diese Scheidewände zu constatiren. An sich wäre es jedenfalls auffallend, wenn das Lymphsystem, das beim Frosch doch am ganzen Körper so besonders reich entwickelt ist, innerhalb der Leber in seiner Ausbildung so sehr hinter der der Urodelen zurückstehen würde. Trotzdem wäre ja natürlich eine gelegentliche reichlichere Anschwemmung von pigmenthaltigen Zellen im Blute, wie sie Eberth annahm, recht wohl denkbar. Festzustellen bleibt indessen, wie weit ein solches Vorkommniss als pathologisch aufzufassen ist, und ob nicht bei der physiologisch und cyklisch sich ausbildenden Pigmentleber hinsichtlich Lage und Bedeutung der Pigmentzellen auch für die Anuren das Gleiche gilt, wie für die Urodelen.

In Bezug auf nichtpigmentirte, vom eigentlichen Leberparenchym verschiedene Zellen kann ich bestätigen, dass dieselben in Schnitten durch die Seitenlappen (bei *Rana esculenta*) in der That nur spärlich vorhanden sind. Nachuntersucher möchte ich aber auf den *Lobus medius* als auf ein Gebiet aufmerksam machen, das eine besondere Beachtung verdient. Hier finde ich dunkler gefärbte, namentlich cortical gelagerte Zellmassen, in denen einzelne Zellgrenzen undeutlich, die Kerne klein und sehr zahlreich vertreten sind. Diese Massen springen mit fingerförmigen Fortsätzen gegen das eigentliche Lebergewebe vor.

Es ergiebt sich aus diesen wie aus den oben (Bindegewebe der Leber) gemachten Angaben, dass das Vorkommen autochthoner wie wandernder, vom Lebergewebe verschiedener, zelliger Elemente in der Froschleber einer erneuten Untersuchung recht sehr bedürftig ist.

Schwankungen in der Menge der Pigmentzellen.

Die im Obigen wiederholt berührte, schon Remak, Eberth u. A. bekannte Thatsache von der verschieden reichlichen Entwickelung der Pigmentzellenhaufen in verschiedenen Zeiten ist durch A. Leonard genauer verfolgt worden. Die Bestimmung des von den Pigmentzellen eingenommenen Areals in Schnitten bestimmter Dicke im Verhältniss zu dem Gesammtareal des Schnittes, und die Berechnung eines Mittels aus den so gewonnenen Verhältnisszahlen

einer grösseren Anzahl von Schnitten verwendet A. Leonard zur Feststellung des Verhältnisses, in welchem sich das Pigment zum Gesammtvolum der Leber in den verschiedenen Jahreszeiten befindet. Das Ergebniss war (in Procenten des Gesammtvolums bei *Rana temporaria*):

November	0,7	Proc.
December	4,13	„
April	11,12	„
Juni	2,77	„
Juli	0,68	„

Es zeigt sich also vom November bis April, d. h. während der Hungerperiode, eine ausserordentliche Vermehrung des Pigmentes, darauf mit Beginn der Fressperiode eine rasche Verminderung; im Juli ist der Pigmentgehalt wieder der gleiche wie im November. Dabei ist übrigens, wie noch hinzugefügt werden muss, auch das in den Leberzellen selbst sowie in den Endothelzellen auftretende Pigment mit berücksichtigt.

ϑ) Verhalten der Nerven in der Leber.

Das feinere Verhalten der Nerven in der Leber ist noch nicht genügend bekannt. Rina Monti (deren Arbeit ich nur aus dem Referat von Petroja in Archives italiennes de biologie kenne) vermochte mit Hülfe der Golgi-Methode zu einer klaren Anschauung über die Nervenendigungen nicht zu gelangen, und konnte nur constatiren, dass einige Nerven sich wie Gefässnerven verhalten, während andere sich als sehr feine und varicöse Fäden im Parenchym verlieren.

g) Bau der Gallenblase und der ausführenden extrahepatischen Lebergänge.

g) Bau der Gallenblase und der ausführenden extrahepatischen Lebergänge.

Die Schleimhaut der Gallenblase erhebt sich stellenweise (doch nicht überall) zu zahlreichen kleinen Fältchen und ist mit einem einschichtigen Cylinderepithel bekleidet. Die einzelnen Zellen des letzteren sind hoch, besitzen einen an der Basis gelegenen grossen Kern und lassen an ihrer dem Lumen der Blase zugekehrten Seite einen besonderen cuticularen Saum erkennen. Meist erscheint die freie Zellseite nicht quer abgestutzt, sondern convex gegen das Lumen der Gallenblase vorgewölbt. Unter dem Epithel folgt das bindegewebige Stratum der Schleimhaut, in dem sich kreuzende glatte Muskelzellen eingelagert sind. Hier finden sich ferner zahlreiche Gefässquerschnitte und hin und wieder Anhäufungen von Rundzellen. Gerlach constatirte ferner hier das Vorhandensein eines mit Ganglienzellen versehenen Nervenplexus. Aussen wird die Wand der Gallenblase zum grössten Theil vom Peritonealepithel bekleidet.

Die aus der Leber austretenden *Ductus hepatici* sowie die *Ductus cystici* und der *Ductus choledochus* führen einschichtiges cylindrisches Flimmerepithel (v. Brunn). Nach v. Brunn setzt sich dasselbe auch eine kurze Strecke weit (5 bis 6 Zellen) auf die Innenfläche des Darmes fort. Auch in die Gallenblase ist es vom *Ductus cysticus* aus zu verfolgen, und geht hier circa 0,4 mm vom Eintritt dieses Canals in das gewöhnliche Cylinderepithel über (v. Brunn). Die Flimmerhaare sind sehr fein und oft schwer zu sehen.

Die verschiedenen genannten Lebergänge liegen eine längere Strecke weit in einer gemeinsamen Bindegewebsmasse zwischen dem *Processus hepaticus* des Pankreas und dem Porta-Gebiet der Leber, ohne vom Pankreas-Drüsengewebe selbst umschlossen zu sein. Aus jener gemeinsamen Bindegewebsmasse sind

specielle Wandungen der einzelnen Canäle kaum abzugrenzen; nur dicht um die Epithelröhren herum zeigt sich eine ausgesprochen circuläre Anordnung der Kerne, und hier ist mir das Vorhandensein einer sehr zarten Muskellage sehr wahrscheinlich. Electivfärbungen, die wohl allein im Stande sind, darüber mit Sicherheit aufzuklären, habe ich aber nicht vorgenommen. Doch sei noch darauf hingewiesen, dass wiederholt Forscher, die eine Injection der Gallengänge vom *Ductus choledochus* aus versuchten, auf besondere Schwierigkeiten stiessen und diese auf eine Contraction der Wandungen der Gänge zurückführten. Es wird auch dadurch das Vorhandensein einer Muskellage wahrscheinlich.

Auch innerhalb des Pankreas selbst liegen der *Ductus choledochus* und die einzelnen *Ductus hepatici*, so lange sie sich noch nicht mit jenem vereinigt haben (was erst nach ziemlich langem isolirten Verlaufe der Fall ist), in einer gemeinsamen Bindegewebsumhüllung.

Die Einmündung des *Ductus pancreaticus* in den *Ductus choledochus* erfolgt auf einer papillenförmigen Erhebung der Schleimhaut des *Ductus choledochus*.

Das aus dem Pankreas austretende Endstück des *Ductus choledochus* besitzt eine dichte Bindegewebsumhüllung, in der sich reichliche Zellen, darunter solche mit eosinophilen Granulationen, finden.

h) Zur Function der Leber. Verschiedenheiten der Grösse, Farbe und des Baues unter dem Einfluss der Jahreszeit und anderer Momente.

h) Zur Function der Leber. Verschiedenheiten der Grösse, Farbe und des Baues unter dem Einfluss der Jahreszeit und anderer Momente.

Es kann nicht zur Aufgabe dieses Buches gehören, die vielen, zum Theil noch recht ungeklärten Beobachtungen zur Physiologie der Froschleber hier zu besprechen, doch mag auf einige Angaben hingewiesen sein, besonders solche, die sich auf anatomische Veränderungen in den verschiedenen Functionszuständen beziehen. Vollständigkeit in diesen Angaben ist aber, wie gesagt, nicht beabsichtigt.

Beobachtungen, die die Gallen-Secretion wie die Glycogen-Bereitung in der Froschleber betreffen, stammen von Langley, sowie von Lahousse. Beide kommen zu der Vorstellung, dass die in den Leberzellen befindlichen Körnchen zur Bildung der Galle verbraucht werden. Der Schilderung von Lahousse entsprechend ist fünf bis sechs Stunden nach Nahrungsaufnahme das Volum der Leberzellen vergrössert, die Blutcapillaren sind stark gefüllt, die paraplasmatischen Mikrosomen sammeln sich an der Seite der Gallencapillaren an. Elf Stunden nach der Nahrungsaufnahme sind die paraplasmatischen Granulationen fast oder ganz verschwunden, das protoplasmatische Reticulum löst sich in Granulationen auf, die später ebenfalls verschwinden. Lahousse meint somit, dass, wie die paraplasmatischen, so auch die protoplasmatischen Granulationen zu der Gallenbereitung verbraucht werden. Gegen die zwölfte Stunde beginnen die Leberzellen sich mit Glycogen und Fett zu füllen; wie Lahousse meint, wahrscheinlich auf Kosten des Zellsaftes. Die Functionen der Gallenbereitung einerseits und der Glycogen- und Fettbereitung andererseits folgen somit nach Lahousse auf einander.

Ueber die Bildung des Gallenfarbstoffes bei dem unter möglichst normalen Bedingungen gehaltenen Frosche findet Loewit, dass Gallenfarbstoff allerdings innerhalb der Leberzellen vorhanden sein, dass aber die Umwandlung aus Resten rother Blutkörperchen oder aus gelöstem Blutfarbstoff innerhalb dieser Zellen nicht wahrscheinlich gemacht werden kann. Dagegen gelang es

Loewit, in den meist nur spärlich, manchmal aber in überraschend grosser Anzahl in der Leber vorhandenen blutkörperchenhaltigen Zellen Hämoglobin- und Gallenfarbstoffeinschlüsse neben einander nachzuweisen. An der Bildung blutkörperchenhaltiger Zellen betheiligen sich nicht nur die weissen Blutkörperchen, sondern wahrscheinlich auch Endothelzellen und die von Loewit als „Sternzellen" bezeichneten und den fixen Gewebselementen der Leber zugezählten Zellen (s. S. 142 u. 145). Loewit vermuthet, dass in den genannten Zellen aus den Trümmern rother Blutkörperchen Gallenfarbstoff gebildet, und dass dieser dann den Leberzellen zugeführt wird. Aus den Angaben Loewit's geht zugleich hervor, dass ein Untergang rother Blutkörperchen in blutkörperchenhaltigen Zellen auch unter normalen Verhältnissen in der Froschleber vorkommt.

Bezüglich des Glycogens ermittelte Luchsinger, dass dasselbe im Sommer aus der Froschleber bei völligem Hunger nach drei bis sechs Wochen schwindet, während Winterfrösche das Glycogen erst gegen Frühjahr bis auf Spuren verlieren. Es ist, sagt Luchsinger, im höchsten Grade überraschend, wie stark glycogenhaltig die Froschlebern in den ersten Wintermonaten noch sind. Diesem langsamen Verbrauch des Glycogens entspricht eine langsame Aufspeicherung, die von Barfurth constatirt ist. Nach Barfurth ist bei Fröschen nach dem Winterschlaf kein Glycogen in der Leber zu finden; die Aufspeicherung desselben in der darauf folgenden Zeit erfolgt sehr langsam, auch bei reichlicher Fütterung.

Ueber den Einfluss der Unterbindung des *Ductus choledochus* beim Frosch ist die Arbeit von Lahousse, über den der Phosphorvergiftung und der Fettkörperexstirpation die Arbeit von Stolnikow zu vergleichen. — Siehe auch Heidenhain, Physiologie der Absonderungsvorgänge.

Eine grössere Anzahl von Beobachtungen, zum Theil schon älteren Datums, betrifft das Verhalten der Leber und ihrer Elemente zu den verschiedenen Jahreszeiten und unter verschiedenen Lebensbedingungen. Sie sind zwar bisher im Einzelnen noch nicht in allen Punkten übereinstimmend und in ihrer Deutung klar, werfen aber doch Licht auf die grosse Bedeutung, die die Leber im Organismus des Frosches als Reservekammer, vor Allem für die Zeit des Winterschlafes, besitzt.

E. H. Weber machte 1850 als Erster Angaben über einen periodischen Wechsel der Farbe, dem die Leber der Frösche unterworfen sei. Der Zeitpunkt, in dem sich dieser Farbenwechsel abspielt, ist das Frühjahr. Bei Fröschen, die im Winter in Gefangenschaft gehalten waren und gehungert hatten, war die Leber im Februar sehr dunkelroth, in Folge von Blutreichthum und Pigmentablagerung. Im Frühjahr hatte sie dagegen eine auffallende Farbenveränderung erlitten: sie enthielt zwar noch Pigmentanhäufungen, aber mit Ausnahme dieser pigmentirten Theile war sie gelbbräunlich oder selbst gelb. Später wurde sie wieder braunroth. Wie lange die Periode der gelben Leber dauert, giebt Weber nicht an. E. H. Weber glaubte, dass ein gewisser Zusammenhang zwischen der Entfärbung der Leber und der Production der Geschlechtsstoffe bestehe. Die Leber solle bei der Production der Eier, des Samens und des Fettes mitwirken. Eberth interpretirte später Weber's Vorstellung dahin, dass vielleicht an eine Pigmentmetastase aus der Leber in die Geschlechtsorgane gedacht sei.

Zu anderer Anschauung kam Remak (1852). Nach ihm ist der Farbenwechsel der Froschleber nicht an bestimmte Perioden oder Jahreszeiten gebunden;

Remak nimmt vielmehr an, dass Mangel an Nahrung und an Bewegung zu allen Zeiten des Jahres, und so auch während des Winterschlafes, Pigmentbildung (verbunden mit Zusammenschrumpfung) in der Leber erzeuge. Bei in der Gefangenschaft überwinterten Thieren fand sich die Leber im Februar und März von dunkler schmutzigbrauner oder grüner Farbe, und zudem auffallend zusammengeschrumpft. Drei überwinterte Frösche, die keine feste Nahrung erhielten, zeigten noch im Mai dieselbe Beschaffenheit der Leber, während Frösche, die zu dieser Zeit im Freien gefangen wurden, viel geringere Pigmentbildung der Leber aufwiesen. Dunkel gefärbte und geschrumpfte Lebern fand Remak auch bei Sommerfröschen, die in der Gefangenschaft lange gehungert hatten. Zu der sich hieraus für Remak ergebenden Auffassung, dass die Pigmentbildung in der Froschleber ein pathologischer Vorgang sei, bedingt durch Nahrungsentziehung und Bewegungsmangel, bekannte sich Anfangs auch Eberth (1867; Virchow's Archiv). Eberth beobachtete, dass, während frische Sommerfrösche wenig oder gar kein Pigment in ihrer Leber enthalten, hochgradige Pigmentablagerung in der Leber von Winterfröschen oder gefangenen und hungernden Sommerfröschen geradezu als Regel zu betrachten ist. Mit zunehmender „Melanose" verkleinert sich die Leber um ein Drittheil oder die Hälfte der ursprünglichen Grösse; das sonst so saftreiche Organ wird trocken, seine Blutmasse vermindert. Das Geschlecht scheint ohne Einfluss auf die Entstehung, die Menge und das Verschwinden des Pigmentes. Eberth fährt fort: „Auch die reichlichere Production der Zeugungsstoffe änderte nichts an dem Pigmentgehalte der Leber; es kann also kaum bei der im Frühjahre eintretenden Entfärbung des Organs an eine Art Pigmentmetastase gedacht werden, wie E. H. Weber vermuthete. Denn die Entfärbung der Leber tritt erst geraume Zeit nach dem Zeugungsgeschäfte ein, auch ist die Menge des Leberpigmentes geschlechtsreifer Froschweibchen gegenüber dem Pigment des Ovariums zu gering." Eberth sah, wie schon oben erwähnt wurde, in den pigmentführenden Zellen melanotische weisse Blutkörperchen, die theils in der Blutbahn selbst entstanden, theils aus der Milzpulpa eingeschleppt seien, und kam zu der Ueberzeugung, dass diese Zellen in den Blutgefässen gelagert seien. Eine Minorität der Zellen ist wohl als pigmentirte Endothelzellen anzusehen. Die ganze Erscheinung fasste Eberth als pathologisch oder halbpathologisch auf, als eine Melanose der weissen Blutkörperchen, und er fügt hinzu: „Vielleicht dass diese pathologische Färbung nur eine Störung in der Pigmentirung des Zelleninhaltes, in der Entwickelung des Blutes selbst darstellt, so zwar, dass die schwarzen Farbetheilchen gewissermaassen an die Stelle des normalen Blutfarbstoffs treten, und die farblosen Zellen, statt in gelbe Blutscheiben sich zu verwandeln, melanös entarten."

Weitere Untersuchungen, namentlich solche, die an Urodelenlebern angestellt wurden, machten Eberth in dieser Anschauung der Dinge wieder schwankend. Er erkannte, dass die Pigmentirung der Leber der Salamandrinen und Frösche allerdings ein normaler Vorgang ist, aber besonders bei Fröschen leicht zum Abnormen sich steigert. In Bezug auf das zeitliche Vorkommen der pigmentreichen und der pigmentarmen Leber, namentlich auf das Verhalten zu der Reife der Geschlechtsproducte waren seine Beobachtungen an der Leber des Frosches nicht so eindeutig wie die an der Salamandrinenleber. Bei letzterer collidirt die Verkleinerung durch Abnahme des Fettes bei gleichzeitiger Vermehrung der Pigmentzellen mit der Entwickelung der Geschlechtsstoffe, so dass beide Vorgänge wohl in einem causalen Zusammenhang mit einander stehen

dürften. Nicht so klar war das bei der Froschleber. Eberth überzeugte sich allerdings, dass das Vorkommen der pigmentlosen und pigmentarmen Froschleber zu anderen Zeiten als gegen Ende des Winters und im Beginn des Frühlings, also ausserhalb der Geschlechtsreife, zu den Abnormitäten gehört. Aber doch fand er einerseits, dass bei vielen Thieren die Pigmentabnahme zur Zeit der Geschlechtsreife in sehr ungleichem Grade stattfindet, und andererseits fand er auch den Pigmentgehalt der Leber frischer Sommerfrösche sehr variabel, und z. B. bei Thieren von Anfang Juni theils grosse pigmentarme, theils kleine tief pigmentirte Lebern.

Angaben über das makroskopische Verhalten der Leber zu verschiedenen Jahreszeiten macht auch Marquis (für *Rana fusca* in Dorpat; allerdings sind nur wenige Beobachtungen mitgetheilt). Marquis notirt am 8. und 22. Mai, sowie im Juni und Juli die Farbe der Leber mit „gelbbraun“, im April und October mit „rothbraun“ oder „dunkelroth“. Einmal fand sich auch im Mai eine dunkler braune Färbung.

Am ausführlichsten aber hat in neuerer Zeit A. Leonard die Beeinflussung der Froschleber durch die Jahreszeit verfolgt (für *Rana temporaria*, wohl *fusca*, in Zürich). Das Gesammtergebniss der Untersuchungen stellt sich zunächst dahin, dass das, was man als eine „normale Leber“ anzusehen hat, mit der Jahreszeit variabel ist. Und zwar betreffen die Verschiedenheiten nicht bloss die eigentlichen Leberzellen, sondern alle Elemente der Leber, namentlich auch das Bindegewebe, die Blutgefässe, die Wandung derselben mit den Endothelzellen, wie auch die darin befindlichen Zellen des Blutes selbst, dann die Pigmentzellen, kurz alle in der Leber des Frosches vorhandenen zelligen Elemente, — sie alle formen sich unter dem Einfluss der Jahreszeit um. Die diesbezüglichen Einzelbefunde wurden oben schon an den betreffenden Stellen mitgetheilt. In ihrer Gesammtheit werden sie von A. Leonard dahin gedeutet, dass sich für die Froschleber das Jahr in zwei Perioden scheidet, eine Periode des Wachsthumes und eine Periode des Verbrauches. Den Höhepunkt ihrer Ausbildung würde die Leber (— in Zürich! —) im November, bei dem sich zum Winterschlafe anschickenden Thiere haben; hier hat die Füllung mit aufgespeichertem Material ihr Maximum erreicht: die Leber ist gross, die Leberzellen sind gross, enthalten Fett, sowie in besonderen Körpern Eiweiss und kohlenhydratreiche Substanzen. Die Menge der Pigmentzellen hat ein Minimum erreicht. Nun beginnt mit dem Winterschlaf die Hungerperiode, während deren eine fortwährende Abnahme jener Füllung stattfindet. Sie führt zu einem etwa im April gelegenen Minimum, das ausgezeichnet ist durch geringe Grösse der Gesammtleber, geringe Grösse der einzelnen Leberzellen, Verarmung der letzteren an Fett, Eiweiss und Kohlenhydraten, daneben Maximum der Pigmentzellenzahl. Von da ab findet dann wieder ein Wachsthum der Leber statt. Als das Moment, welches in erster Linie bei diesen Veränderungen in Frage kommt, sieht A. Leonard die Nahrungsenthaltung oder -aufnahme an.

So wichtig nun auch diese Beobachtungen sind, so ist damit ein ganz klarer Einblick in den inneren Zusammenhang der Vorgänge doch noch nicht gewonnen.

Die im zweiten Theile (S. 243 ff.) mitgetheilten Untersuchungen von Marquis, die von Neumann im Wesentlichen bestätigt und erweitert worden sind, zeigen, dass bei den Fröschen unter normalen Verhältnissen regelmässig im Spätfrühling und Frühsommer eine Blutregeneration stattfindet; sie zeigen also, dass die Periodicität der Lebensprocesse des Froschorganismus, wie sie sich

schon in dem Winterschlafe und der Brunstzeit äussert, auch sonst, und zwar bei den wichtigsten Vorgängen herrschend ist. So wird also auch für die Leber das thatsächliche Vorhandensein einer bestimmten von der Jahreszeit abhängigen functionellen und structurellen Periodicität sehr wahrscheinlich. Die Frage nach dem Termin und der Abhängigkeit dieser Periodicität ist aber noch nicht genau zu beantworten. Marquis betont, dass die Copulationsperiode bei den Fröschen sofort nach dem Winterschlafe beginnt, dass die Thiere sich unmittelbar nach dem Ablaichen wieder im Schlamm verkriechen, dort etwa zwei Wochen sich erholen, und erst nach Ablauf dieser Zeit wieder hervorkommen, recht eigentlich zu leben anfangen und dem Nahrungstriebe, dessen Befriedigung bis dahin auf ein geringes Maass reducirt gewesen war, vollauf entsprechen. Erst mit dem erwachenden Nahrungstriebe beginnen allmählich die anatomischen Umwandlungen, die die Blutregeneration einleiten. E. Neumann fügt hinzu, dass wahrscheinlich auch bei Frühjahrsfröschen, welche nach dem Laichgeschäft in der Gefangenschaft ohne Nahrung gehalten werden, der Process der Neubildung von rothen Blutzellen einsetzt, ohne jedoch natürlich zu seiner vollständigen Entwickelung zu kommen.

Wann und unter welchen Umständen treten nun die Veränderungen der Leber ein? Die eine bestimmte Angabe von Eberth, nach der die Entfärbung der Leber erst einige Zeit nach dem Zeugungsgeschäfte erfolgt, weist darauf hin, dass wohl die Nahrungsaufnahme den Grund zu der Veränderung abgiebt. Aber Eberth selbst ist, wie erwähnt, später doch wieder dazu gekommen, einen directen causalen Zusammenhang zwischen der Leberveränderung und der Geschlechtsthätigkeit anzunehmen. Hier sind also neue specielle Beobachtungen nöthig. Die Vermuthung, dass etwa auch in der Leber typische Frühjahrsveränderungen eintreten könnten, auch ohne dass die normale Nahrungsaufnahme erfolgt, hat nicht viel Wahrscheinlichkeit für sich; die Beobachtungen von Remak und Eberth sprechen dagegen. Aber vielleicht würden sich doch bei genauerer Untersuchung Veränderungen gewissermaassen vorbereitender Natur nachweisen lassen.

Auch die Frage nach dem Wesen und der Bedeutung der Veränderungen bietet noch viele Unklarheiten dar. Die Aufspeicherung von Reserve-Nährsubstanzen in den Leberzellen für die Periode des Winterschlafes würde freilich verständlich genug sein; weniger Sicheres lässt sich dagegen über die Vermehrung oder Verminderung der Pigmentzellen angeben. Und dies für die Froschleber noch um so weniger, als hier noch über Sitz und Natur der Pigmentzellen keine volle Sicherheit herrscht. Denn theils werden sie für intra-, theils für extravasal gelagert erklärt, theils für Wanderzellen, theils für fixe Elemente der Leber. Loewit's Vorstellung über die Herkunft des Pigmentes in ihnen geht dahin, dass dasselbe aus Blutkörperchentrümmern gebildet werde. Da nach Loewit die gleichen Zellen auch die Production des Gallenfarbstoffes aus den Blutkörperchenresten besorgen, so könnte man weiter schliessen, dass zu gewissen Zeiten und unter gewissen Bedingungen ein besonders reichlicher Zerfall von rothen Blutkörperchen eintritt, oder aber, dass unter bestimmten Bedingungen der Process der normalen Verarbeitung der Blutkörperchentrümmer (zu Gallenfarbstoff) gestört ist. — Durch die besonders von Oppel, aber auch von Braus vertretene Anschauung, dass die Pigmentzellen, wenigstens in der Proteusleber, vom Darm her kommende Wanderzellen sind, ergeben sich neue Fragen, über die erst die Zukunft Klarheit bringen muss.

Im Anschluss an diese Betrachtungen über den verschiedenen Zustand der

Winter- und Sommerleber sei noch auf die Angaben von Langley hingewiesen. Langley verfolgte zunächst den Fettgehalt in der Leber und erhielt dabei Resultate, die sich mit den eben erörterten Vorstellungen von A. Leonard durchaus nicht decken. Das Maximum des Fettgehaltes soll danach im Februar und März liegen, im Januar ist es der Regel nach etwas geringer. Im April schwindet das Fett rasch, vom Mai bis December ist es in wechselnder, aber im Ganzen nicht bedeutender Menge vorhanden. Das Minimum liegt im September und October. Ein Einfluss der Temperatur äusserte sich deutlich bei Winterfröschen, und zwar in einer Zunahme des Fettes bei stärkerer Kälte, und einer Abnahme bei stärkerer Wärme; Sommerfrösche zeigten keine nennenswerthe Beeinflussung durch die Temperatur. Auch der Einfluss der Nahrungsaufnahme ist verschieden bei Sommer- und Winterfröschen; bei Sommerfröschen hat Nahrungsaufnahme eine geringe, bei Winterfröschen eine beträchtliche Vermehrung des Glycogens zur Folge. Den Hauptgrund hierfür sieht Langley in der verschiedenen Temperatur, nicht in dem verschiedenen Ernährungszustand; das in der Winterleber reichlich vorhandene Glycogen soll rasch schwinden, wenn die Thiere ins Warme gebracht werden.

Auch von einer Beziehung der Froschleber zu der Blutbildung ist gesprochen worden. Eberth's Anschauung wies auf eine solche Betheiligung hin, und neuerdings hat A. Leonard dieselbe sogar als sicher ausgemacht hingestellt. Damit bringt denn A. Leonard den Schwund des Pigmentes aus der Leber im Frühjahr in Zusammenhang. Allerdings fällt derselbe zeitlich mit dem Blutregenerationsprocess zusammen. Aber mehr als diese bloss zeitliche Coincidenz kann doch nicht als bewiesen gelten (siehe Theil II, das Capitel über Blutbildung).

Schliesslich ist hier noch der wiederholt studirten Thätigkeit der Froschleber, Fremdkörper, die im Blute circuliren, zurückzuhalten, zu gedenken. In der ersten Zeit nach Injection eines Farbstoffes (Zinnober, Ponfick; Indigo, Siebel) in das Blut finden sich die Blutgefässe voll Farbstoffkörnchen. Siebel findet besonders das Gefässnetz der Pfortaderverzweigung dicht mit Farbstoff gefüllt und schliesst daraus auf eine specifische Fähigkeit der Endothelien dieser Gefässe, corpusculäre Elemente festzuhalten. Schon sehr bald nach der Injection sind ausser freien Farbstoffpartikeln zahlreiche mit Farbstoff beladene Leukocyten im Blut vorhanden; auch auf sie üben, nach Siebel, die Endothelzellen der Gefässe einen festhaltenden Einfluss aus. Schon innerhalb der ersten Stunde nach der Injection fand ferner Ponfick den Zinnober in der Leber eingeschlossen in besondere Zellen, die ausserhalb der Blutgefässe, wahrscheinlich in perivasculären Lymphräumen lagen. Diese „Zinnoberzellen" waren theils pigmentirt, theils pigmentlos, und werden von Ponfick mit den von Eberth beschriebenen Zellen identificirt. In Anbetracht der oben erörterten Unsicherheit, ob wirklich die von Eberth beschriebenen pigmentirten Zellmassen normaler Weise in den Blutgefässen liegen, würden sich mehrere Möglichkeiten zur Erklärung des Ponfick'schen Befundes ergeben: entweder die Zinnoberkörnchen wurden innerhalb der Gefässe von Leukocyten aufgenommen, die dann auswandern, oder die Zinnoberkörnchen drangen in freiem Zustande durch die Endothelzellen und wurden dann erst von Zellen aufgenommen. Natürlich kann auch theils dies, theils jenes stattgefunden haben. Nach Siebel verlässt ein Theil der in den Lebercapillaren angehäuften farbstoffführenden Leukocyten die Lebergefässe in der That ziemlich rasch und wandert „in das Bindegewebe der Leber" aus. Hier bleiben einige von ihnen, nach Siebel, als fixe Bindegewebs-

körperchen für immer liegen. Aber auch Durchtritt von freien Körnchen durch die Gefässwandungen hält Siebel für sicher erwiesen, da er den Farbstoff in der Galle wieder zu finden vermochte. Alsdann aber ist es auch sehr wohl möglich, dass freier Farbstoff erst ausserhalb der Blutgefässe von extravasal gelegenen Zellen aufgenommen wird; um so mehr, als Siebel angiebt, dass die in der Galle nachweisbare Farbstoffmenge nur minimal ist und in gar keinem Verhältniss steht zu der enormen Menge innerhalb der Blutcapillaren. Somit ist wohl beides anzunehmen: einerseits Auswandern farbstoffhaltiger Leukocyten in das perivasculäre Gewebe und andererseits Durchtreten freier Farbstoffkörner durch die Gefässe und nachträgliche Aufnahme derselben durch von vornherein perivasculär gelagerte Zellen. Zu der gleichen Anschauung war wohl auch Ponfick schon gelangt.

Aus den angeführten Beobachtungen geht hervor, dass über viele Punkte der Leberfunction und des Leberbaues neue Untersuchungen sehr erwünscht wären. Ein wichtiges Erforderniss dabei wäre allerdings, die Lebensgewohnheiten der untersuchten Species, die jeweiligen Lebensbedingungen der untersuchten Individuen, und die Besonderheiten des Klimas und der Localität genau zu berücksichtigen. Zweifellos sind auf die Variabilität dieser Factoren manche Differenzen in den bisherigen Angaben zurückzuführen.

III. Die Milz.

III. Die Milz.

Die Milz des Frosches (Fig. 25 auf S. 64) ist ein kleiner, fast kugeliger, dunkel blutroth oder braunroth gefärbter Körper, der dorsal von dem vorderen Ende des Enddarmes, in der linken Platte des Mesorectums gelagert ist, und seine grösste Convexität nach links kehrt. Ihr längster Durchmesser, der in der Längsachse des Körpers liegt, beträgt bei mittelgrossen Fröschen circa 6 mm, der Querdurchmesser beträgt circa 5 mm, der Dickendurchmesser circa 3 bis 4 mm. Ihr medianwärts schauender Rand (*Hilus lienis*) ist gerade oder auch leicht eingedrückt; an ihm treten die relativ grossen Milzgefässe ein und aus. Im Umkreise dieses Hilus findet der Uebergang des Peritoneums auf die Oberfläche der Milz statt. Es ist die linke Platte des Mesorectums, auf der Grenze des Mesenterium, die den grössten Theil der Oberfläche des Organes glatt überzieht; nur der *Hilus lienis* blickt in den *Sinus subvertebralis.*

Die convexe nach links gekehrte freie Oberfläche der Milz berührt beim Weibchen den linken Eierstock, beim Männchen den linken Hoden; bei beiden Geschlechtern den linken Umfang des vordersten Rectum-Endes.

Die Milz erhält einen selbständigen Ast (*A. lienalis*) vom Stamme der *Arteria mesenterica anterior* und giebt eine kurze *V. lienalis* zu dem Stamme der Pfortader, der dicht an ihr vorbeiläuft. Da der Hilus

der Milz in den *Sinus subvertebralis*, resp. in die mesenteriale Fortsetzung desselben hineinblickt, so dürften ihre Lymphgefässe sich in diesen Sinus ergiessen. Sympathische Nervenäste, vom *Plexus coeliacus* kommend, dringen in Begleitung der Arterienäste in die Milz ein.

Zur Entwickelungsgeschichte der Froschmilz.

Ueber die Entwickelung der Froschmilz sind sehr verschiedene Ansichten geäussert worden. Nach W. Müller geht die Milz bei allen Wirbelthieren, und so auch bei Rana, aus einem Abschnitt des Peritoneums hervor, und tritt hier auf in Form einer gleichmässigen Verdickung des Peritoneums, bedingt durch Vermehrung der dasselbe zusammensetzenden embryonalen Bildungszellen. — Dieser Vorstellung gegenüber, die eine mesodermale Herkunft der Milz annimmt, stellte Maurer 1890 die Ansicht von einer entodermalen Entstehung des Organes auf. Die Milz von *Rana fusca* sitzt, nach Maurer, bei ihrem ersten Sichtbarwerden als kugeliges, knopfförmiges Gebilde dem Stamm der *Arteria mesenterica* an und besteht in diesem Zustande aus Rundzellen, die Abkömmlinge des Darmepithels sind und auf dem Wege der Scheiden der Darmarterien zu dem Orte der Milzbildung gelangten. Genauer bestimmt, ist der Ort der ersten Milzbildung, nach Maurer, die Stelle am Stamme der Darmarterie, „an welcher von dieser die Arterie für Magen, Leber und Pankreasanlage abgeht". Daraus wäre vielleicht auf eine nähere genetische Beziehung der Milzzellen zum Magen zu schliessen.

Von dieser von Maurer angenommenen entodermalen Herkunft der Milzbildungszellen konnte sich Kraatz nicht überzeugen; nach ihm ist die Möglichkeit der mesodermalen Abstammung derselben offen zu halten. Für die mesodermale Herkunft tritt mit Bestimmtheit neuerdings Boris Choronshitzky ein, wenn er auch die Mitbetheiligung entodermaler Abkömmlinge nicht in Abrede stellt. Nach Choronshitzky erfolgt die erste Milzanlage durch Wucherung der Zellen von einem bestimmten Abschnitte des „Mesothels", d. h. des Epithels der Leibeshöhle, und zwar am linken Blatt des Mesenteriums. Die Epithelzellen des betreffenden Gebietes bilden gewissermaassen das „Keimepithel" für die Milz; sie scheiden die Hauptmasse der Milzzellen ab. Daneben giebt aber auch Choronshitzky die Antheilnahme von Abkömmlingen des Entoderms (im Sinne Maurer's) am Aufbau der Milz zu. Choronshitzky theilt Maurer's Auffassung, dass das Darmepithel bei seiner starken Proliferation Elemente in das unterliegende Gewebe als „Mesenchymzellen" abgiebt. Ihre Betheiligung am Aufbau der Milz sei aber mehr etwas Zufälliges; den eigentlichen Anstoss zur Milzentwickelung geben sie nicht.

Angefügt sei hier, dass Phisalix nach Exstirpation der Milz bei *Rana esculenta* Regeneration des Organes erhalten zu haben angiebt.

Zur vergleichenden Morphologie der Anuren-Milz.

Charakteristisch für die Anuren-Milz ist ihre geringe Grösse und ihre eigenthümliche Lage im Bereiche des vordersten Enddarm-Abschnittes. In diesen Beziehungen bietet die Milz der Amphibien überhaupt, nach Klaatsch (bestätigt von Woit), sehr verschiedenartige Befunde dar, die sich nach dem genannten

Autor auf einen gemeinsamen Urzustand, wie er noch bei Siren vorhanden ist, zurückführen lassen. Hier erscheint die Milz als ein fast den ganzen Darmcanal begleitendes Organ, welches zu Vorder- und Mitteldarm überall die gleiche Lagebeziehung aufweist. Bei den Salamandrinen erfolgt, von diesem Urzustande aus, eine Reduction am caudalen Ende, und nur der vordere, am Vorderdarm gelegene Theil bleibt erhalten. Gerade umgekehrt wird bei den Anuren der vordere Theil reducirt, während der im Bereiche des Enddarmes gelegene persistirt.

Zur Function der Milz.

Hinsichtlich der functionellen Bedeutung der Milz des erwachsenen Frosches sei nur wenig bemerkt. 1. Dass die Milz ein Organ ist, in dem rothe Blutkörperchen massenhaft zu Grunde gehen, ist ein Ausspruch, den Kölliker 1847 ganz besonders auf Grund von Befunden an der Froschmilz (blutkörperchenhaltige und pigmenthaltige Zellen) that. Diese hämatolytische Function ist (für *Rana esculenta*) erst kürzlich wieder von C. Reich bestätigt worden. 2. Der Abhandlung von W. Müller entnehme ich die von Gray (dessen Monographie mir nicht zugänglich war) gemachte Angabe, dass das Venenblut der Froschmilz (Species?) mehr weisse Blutkörperchen enthält als das arterielle. Sonach dürfte auch beim Frosch die Milz, trotz ihrer geringen Grösse und der nicht sehr bedeutenden Entwickelung ihrer „weissen Pulpa“ in die Reihe der leukocytenerzeugenden Organe gehören. 3. Die Beobachtungen von Ponfick, die von Siebel bestätigt sind, zeigen, dass die autochthonen Pulpazellen der Froschmilz ganz besonders befähigt sind, Fremdkörper, die in der Blutbahn kreisen (z. B. Farbstoffpartikel), aufzunehmen. Die sogenannten Follikel der Milz erwiesen sich in den Versuchen als frei von Farbstoff. 4. Eine Beziehung der Milz des erwachsenen Frosches zur Bildung der rothen Blutkörperchen ist nach Bizzozero und Torre nicht anzunehmen. (Gegentheilige Ansichten vertreten Feuerstack, Phisalix u. A. — Siehe auch das Capitel über Blutbildung, Theil II, S. 243 ff.)

Bau der Milz.

Bau der Milz.

Die Milz besteht aus einer weichen, von zahlreichen Gefässen durchsetzten Substanz, die durch eine umhüllende Kapsel zusammengehalten wird.

Die Kapsel besteht aus derbem Bindegewebe. Sie überzieht die ganze Oberfläche des Organes und setzt sich am *Hilus lienis* in dünner Schicht auf die Arterie, nicht auf die Vene, fort (H. Hoyer). Gröbere Balken gehen von der Kapsel in das Innere der Milz nicht ein (Leydig, W. Müller, H. Hoyer jun.); die Kapsel sowohl wie ihre, die Arterie begleitenden Fortsätze stehen mit dem Reticulum, das die Grundlage des weichen Milzgewebes bildet, nur durch feine Fäserchen in Verbindung (Hoyer). Auf Grund eigener Milzpräparate von *Rana esculenta* kann ich diese Angaben durchaus bestätigen.

Innerhalb der Kapsel sowie dicht unterhalb von ihr verlaufen zahlreiche Venen; sie stehen mit den Venen des Milzinneren, sowie mit der *Vena lienalis* in Verbindung. Soweit die Milz in den Peritonealraum blickt, ist die Kapsel vom Serosaepithel überzogen.

Im Gegensatz zu allen anderen Untersuchern hält Whiting auch das Vorkommen von glatten Muskelzellen in der Kapsel für fast sicher. Dieselben sollen um die venösen Räume der Kapsel eine verhältnissmässig dicke Schicht bilden.

Die Grundlage des weichen Innengewebes der Milz bildet reticuläres Bindegewebe, das zum Träger von zweierlei Substanzen wird, der rothen und der weissen Milzpulpa.

Das Reticulum zeigt schöne, gleichmässige, grosse Maschen (H. Hoyer), mit der Kapsel und den bindegewebigen Umhüllungen der Arterien steht es durch feine Fäserchen in Verbindung.

Whiting schildert das Reticulum als aus grossen verzweigten Zellen zusammengesetzt, deren sich unter einander vereinigende Fortsätze so breit sind, dass die verhältnissmässig engen Lücken des Netzwerkes wie kleine Fenster in einer kernhaltigen Membran erscheinen. Die Zellfortsätze scheinen continuirlich mit den Wänden der Venen zusammenzuhängen. (Sternförmige Zellen mit Ausläufern als Elemente des „cavernösen Gewebes", d. h. des Reticulums der Froschmilz, hat schon Billroth beschrieben; derselbe giebt auch an, dass die Fäden des Netzes theils sehr fein sind, theils etwas breit und flach, zuweilen wie feinste unterbrochene Membranen.)

a) Rothe Milzpulpa.

Die rothe Pulpa, die die Hauptmasse der Milz ausmacht, besteht aus Zellen verschiedener Natur. Folgende Elemente können unterschieden werden: 1. Ausgebildete rothe Blutkörperchen; ihre Zahl ist sehr gross. (Phisalix beschreibt auch Formen, auf Grund derer er eine Umwandlung der farblosen Milzpulpazellen in rothe Blutkörperchen für wahrscheinlich hält. Nach Bizzozero und Torre ist eine solche Entstehung der Erythrocyten überhaupt auszuschliessen, und ferner ergiebt sich nach ihnen kein Anhalt, um der Milz der Anuren eine besondere hämotopoëtische Rolle zuzusprechen. Bizzozero fand bei jungen Fröschen bereits in der Milz nur so viel karyokinetische Erythrocytenformen, als dem strömenden Blute angehören mochten.) 2. Kleine runde Lymphocyten, die wie freie Kerne aussehen, wegen der sehr geringen Menge des Protoplasmas. Sie bilden die bei Weitem grösste Menge der Milzpulpazellen. 3. Grössere, fein granulirte, mehrkernige oder polymorphkernige Leukocyten. (Whiting beschreibt auch grosse protoplasmatische Körperchen, die etwa doppelt so gross sind wie ein rothes Blutkörperchen, und drei bis acht Kerne enthalten sollen. Am besten sichtbar sollen sie in den intracapsulären venösen Sinus sein, weit zahlreicher aber liegen sie nach Whiting in dem Parenchym unmittelbar unter der Kapsel.) 4. Eosinophile Zellen. 5. Pigmenthaltige Zellen, besonders bei hungernden und bei Winterfröschen vorhanden. Sie sind rund oder oval, gross, mit einem, hin und wieder aber auch mit mehreren Kernen versehen. Zahl und Grösse der Pigmenteinlagerungen variirt; ihre Farbe ist goldgelb, braun oder schwarz. 6. Blutkörperchenhaltige Zellen. 7. Freie Pigmentkörner. Die letztgenannten Elemente erfordern noch eine besondere Betrachtung.

Die blutkörperchenhaltigen und pigmenthaltigen Zellen wurden schon 1847 von Kölliker und Ecker als in der Froschmilz ganz besonders schön erkennbar beschrieben und in ihrem Wesen als Glieder einer zusammenhängenden Formenreihe aufgefasst. Kölliker begründete die Anschauung, dass die rothen Blutkörperchen innerhalb der blutkörperchenhaltigen Zellen Umwandlungen erleiden und schliesslich zu Grunde gehen. Als solche Metamorphosen beschrieb Kölliker die Umwandlung in goldgelbe, braunrothe oder schwarze Pigmentkörner. Der Ort, wo die Umwandlungen der Blutkörperchen stattfinden, sind, nach Kölliker, bei Amphibien nachweisbar die Blutgefässe. Kölliker

gab auch an, das nicht selten 5, 10, 20 und mehr Blutkörperchen in einer deutlich kernhaltigen Zelle liegen. Kölliker stellte ferner fest, dass das Vorkommen der blutkörperchenhaltigen und der pigmenthaltigen Zellen in der Froschmilz verschiedenen Schwankungen der Häufigkeit unterworfen ist. Es fand sich, dass bei frisch eingefangenen Individuen von Amphibien die blutkörperchenhaltigen Zellen in grosser Menge und sehr schön zu sehen waren, bei solchen, die einen, zwei oder drei Tage gefastet hatten, in äusserst geringer Menge vorkamen, endlich bei längere Zeit (eine Woche und mehr) fastenden in übergrosser Zahl und ausgezeichneter Schönheit sich zeigten, während zugleich die Milz gross, dunkelroth und auch an normalen Blutkörperchen sehr reich war. Was später aus den pigmenthaltigen Zellen der Milz wird, entscheidet Kölliker nicht; er weist jedoch auf die Aehnlichkeit der Pigmentzellen der Milz mit denen der Leber hin.

Gegenüber dem Widerspruch mehrerer Forscher [Remak; auch W. Müller vermisste die blutkörperchenhaltigen Zellen in frisch untersuchten Milzen von Fischen, Amphibien und Vögeln durchweg (1865)] wurde die Existenz der blutkörperchenhaltigen Zellen doch von verschiedenen Seiten bestätigt: Kusnezoff beobachtete sie, ausser in der Milz von Säugern und Vögeln, auch bei Amphibien, speciell beim Frosch. Der genannte Forscher constatirte auch, dass die blutkörperchenhaltigen Zellen amöboide Bewegungen ausführen, und dass die in ihnen eingeschlossenen rothen Blutkörperchen in kleinere Stückchen zerfallen. (Nach Kusnezoff beruht wahrscheinlich die Kölliker'sche Angabe, dass eine sehr grosse Anzahl rother Blutkörperchen in einer Zelle liegen soll, auf einer Verwechselung der Bruchstücke mit ganzen Blutkörperchen, — eine Vermuthung, die bei der Grösse der rothen Blutkörperchen des Frosches in der That sehr wahrscheinlich ist.) Die Existenz der blutkörperchenhaltigen und der pigmenthaltigen Zellen in der Milz wird heute wohl nicht mehr in Frage gezogen, und der von Kölliker 1847 ausgesprochene Satz: „die Milz ist ein Organ, in welchem die Blutkörperchen massenhaft zu Grunde gehen“, darf wohl als sicher gelten.

Die Phagocytennatur der blutkörperchen- und pigmenthaltigen Zellen wird noch besonders illustrirt durch die Beobachtungen von Ponfick und Siebel, dass es (ausser den grösseren granulirten Formen der Leukocyten) gerade diese Zellen sind, die, nach Injection von Farbstoffen ins Blut, den Farbstoff in besonders reicher Menge aufnehmen.

Immerhin bleiben noch eine Anzahl Punkte einer genaueren Feststellung bedürftig.

Vor Allem weise ich hier auf die Frage nach dem Ort der blutkörperchenhaltigen und pigmenthaltigen Zellen hin, über die verschiedene Angaben gemacht worden sind. Kölliker erklärte die Blutgefässe als den Ort, wo die Umwandlungen der rothen Blutkörperchen stattfinden, und in der That findet man gar nicht selten in grösseren Bluträumen zwischen den normalen rothen Blutkörperchen pigmenthaltige Zellen. Hierauf würde aber erst dann grösserer Werth zu legen sein, wenn die geschlossene Blutbahn innerhalb der Froschmilz als bewiesen gelten könnte (siehe später: Blutgefässe der Milz).

Zahlreiche Ansammlungen von Pigmentzellen lassen eine nähere Beziehung zu grösseren Bluträumen nicht erkennen, und für sie wäre die Frage zu erörtern, ob sie zu der rothen Pulpa oder zu den später zu schildernden Ansammlungen von „weisser Pulpa“ in engerer Beziehung stehen. W. Müller giebt an (1865), dass die pigmenthaltigen Zellen vorwiegend in der Pulpa (d. h. in der rothen Pulpa) liegen, bisweilen in kleinen Häufchen; „seltener finden sich Pig-

mentablagerungen in streifigen freiliegenden Massen oder Zellen längs der Gefässe". Er weist sogar direct eine Parallelisirung der Pigmentzellhaufen mit den Malpighi'schen Körperchen der Säuger zurück, und fügt hinzu, dass sie bei Thieren mit stark entwickelten Arterienscheiden in der Regel fehlen.

Die Zurückweisung der Vergleichbarkeit der Pigmentzellhaufen mit den Malpighi'schen Körperchen der Säuger richtet sich offenbar gegen Remak, der 1852 für diesen Vergleich eingetreten war. Beobachtungen der jüngsten Zeit, von H. Hoyer jun., scheinen aber doch wieder einer Beziehung zwischen den Malpighi'schen Körperchen und den Pigmentzellhaufen das Wort zu reden; ich komme hierauf nochmals zurück.

Die grossen Schwankungen, denen das Vorkommen pigmenthaltiger Zellen in der Froschmilz unterliegt, und auf die Kölliker hinwies, sind auch von Remak (1852) bestätigt worden, ohne dass es diesem gelang, gerade in Bezug auf die Milz zu einer Klarheit über die Bedingungen der Schwankung zu kommen. Im Allgemeinen zeigen hungernde Frösche häufiger einen grossen Reichthum an Pigmentzellhaufen, als frisch gefangene; doch werden auch nicht selten bei so eben eingefangenen Thieren eine beträchtliche Menge Pigmentzellen gefunden. Die Zunahme der Pigmentzellen während des Hungerns kann als sicher gelten. Hier sei noch einmal auf die an anderer Stelle berührte Aehnlichkeit der Pigmentzellen der Milz mit denen der Leber hingewiesen und auf die Annahme Eberth's, dass die Pigmentzellen der Leber wenigstens zum Theil aus der Milz eingeschwemmte Elemente darstellen.

Zusatz bei der Correctur. In einer soeben erschienenen Arbeit von C. Reich wird die Entstehung des Milzpigmentes in der Froschmilz ausführlich behandelt. Von den Ergebnissen der sehr sorgfältigen Untersuchungen führe ich die wichtigsten hier noch an. Zur Untersuchung kamen Winterthiere von *Rana esculenta.* Reich unterscheidet zunächst zwei Arten von Pigment in der Froschmilz: honiggelbes und schwarzbraunes. Das honiggelbe Pigment ist typisches Hämosiderin, es antwortet prompt auf die Eisenreaction mit Ferrocyankalium und Salzsäure oder mit Schwefelammonium. Nur dieses honiggelbe Pigment betrachtet Reich als hämatogenes Milzpigment; von den schwarzbraunen Pigmentmassen meint er, dass sie vielleicht mit dem autochthonen Pigment des Froschorganismus Beziehung haben können. Das honiggelbe Milzpigment findet sich bei Winterfröschen in beträchtlicher Menge und zwar stets als körniges Pigment, das in einzelnen Nestern innerhalb der Pulpa abgelagert ist. Die Grösse der Pigmenthaufen schwankt, ihre Zahl ist oft recht beträchtlich. Eine Beziehung der Pigmentnester zu den Follikeln möchte Reich nicht behaupten, und die von Hoyer angeregte Frage nach der Ablagerung von Pigment in „verödeten Follikeln" lässt er daher offen. In den Pigmentnestern liegen vor allen Dingen freie Pigmentkörner, Pigmentzellen sind zwar auch vorhanden, treten aber hier zurück. Häufiger sind sie isolirt im Parenchym anzutreffen. Was die Entstehung des Pigmentes anlangt, so beobachtete Reich an den Erythrocyten Veränderungen, die auf eine directe Umwandlung der Erythrocyten in Pigment hinwiesen; es wurde ein wirklicher Zerfall der Blutscheiben in Pigmentkörner wahrgenommen. In der directen Pigment-Metamorphose freier Erythrocyten ist somit ein Modus gegeben, nach dem der physiologische Erythrocytenuntergang sich vollzieht; ein zweiter wäre der bisher am meisten erörterte: der Untergang von rothen Blutkörpern innerhalb zelliger Elemente. Reich hat für diesen Vorgang nur geringe Anhaltspunkte, nämlich eine geringe Zahl blutkörperchenhaltiger Zellen, gefunden; er vermuthet daher,

dass die phagocytäre Function der Milzzellen im Winter darniederliegt und dass daher der Untergang der Erythrocyten und ihre Pigment-Metamorphose sich extracellulär abspielen. Jedenfalls ist auch nach Reich an der hämatolytischen Function der Milz festzuhalten. Eine Eliminirung rother Blutkörperchen, und wahrscheinlich zunächst alternder Individuen, besteht. Sie wird vornehmlich durch die phagocytäre Thätigkeit der Milzzellen vermittelt; im Winter, beim Darniederliegen dieser Thätigkeit, spielt sich der Untergang der Erythrocyten extracellulär ab.

b) Weisse Milzpulpa.

[Malpighi'sche Körperchen, Follikel. Arterienscheidenparenchym (W. Müller). *Noduli lymphatici lienales* (N. A.).]

Zwischen den Massen der rothen Pulpa regellos vertheilt und in verschiedener Häufigkeit findet man kleinere und grössere Anhäufungen von Leukocyten, die Follikel oder Malpighi'scher Körperchen (Lymphknötchen der Milz). Das Vorkommen Malpighi'schen Körperchen oder mit diesen vergleichbarer Bildungen in der Froschmilz wurde von Ecker, Kölliker, Gray geleugnet, während Billroth, Leydig (1853), Schweigger-Seidel, W. Müller mehr oder minder ausführliche Schilderungen der fraglichen Gebilde gaben. In letzter Zeit hat H. Hoyer jun. (1892) einige neue Beobachtungen über sie mitgetheilt.

Schon den älteren Untersuchern war bekannt, dass die fraglichen Gebilde in ihrer Ausbildung Schwankungen unterliegen. Auf dem Durchschnitt durch die Froschmilz sind sie daher makroskopisch in verschiedener Deutlichkeit erkennbar. Wo sie gut ausgebildet sind, erscheinen sie als kleine weissgraue Stellen inmitten der rothen Masse (Leydig, Schweigger-Seidel). Billroth brachte sie durch Behandlung der Milz mit *Liquor ferri sesquichlorati* zur Anschauung; Milzen, die ein bis zwei Stunden oder auch erheblich länger in der genannten Flüssigkeit gelegen haben, werden dunkelbraun und zeigen auf dem Durchschnitt eine Menge kleiner, grauer, unregelmässiger Stellen, eben die weissen Milzkörper.

Sie finden sich nach Hoyer in der Milz von *Bufo*, *Hyla*, *Rana fusca*, *esculenta* und *Bombinator igneus*, aber in verschiedener Frequenz. Unter den einheimischen Ranaarten zeigt *Rana esculenta* die deutlichsten und zahlreichsten Follikelbildungen.

Bei *Rana fusca* fand Hoyer sie nur vereinzelt und erst nach Durchsicht einer grösseren Reihe von Präparaten; wahrscheinlich sind somit die Angaben, die das Vorkommen von Follikeln in der „Froschmilz" leugnen, hauptsächlich auf die Untersuchung von *Rana fusca* zurückzuführen. (Die Species wird leider häufig von den Autoren nicht angegeben!) — Die Angabe von A. Leonard, dass die Milz von *Rana esculenta* sehr wesentliche Unterschiede von der von *Rana temporaria* biete, und dass diese offenbar mit der Verschiedenheit der Lebensweise beider Arten zusammenhängen, mag wohl auch zunächst das verschiedene Verhalten der Follikel im Auge haben. Leider geht A. Leonard hierauf und auf den Zusammenhang mit der Lebensweise nicht genauer ein. Ihrem mikroskopischen Bau nach bestehen die Follikel in kleineren und grösseren, rundlichen, häufig aber auch mehr strangförmigen, ästigen Anhäufungen von Leukocyten innerhalb eines bindegewebig-zelligen Reticulums, die gegen die umgebende rothe Pulpa nicht immer scharf abgegrenzt sind. Die Maschen des Reticulums in den Follikeln sind nach Billroth wenigstens um die Hälfte enger als in der rothen Pulpa.

Den meisten Autoren zufolge besitzen sie eine ausgesprochene Beziehung zu den Gefässen, speciell zu den Arterien. Billroth beschreibt sie als unbegrenzte, unregelmässig ästige, den Arterien anliegende Partieen, in welchen die rothen Blutkörperchen fehlen und durch weisse ersetzt sind. Die Gefässe in den Follikeln selbst konnte Billroth durch Injection von der Arterie oder Vene aus füllen, im Uebrigen drang die Injectionsmasse nicht in das Reticulum des Follikels selbst. Ebenso giebt Schweigger-Seidel an, dass die Arterie mit ihren Verästelungen in den hellen Stellen der Froschmilz liege. Am eingehendsten behandelt W. Müller 1865 das fragliche Verhältniss. Müller fasst auch beim Frosch die weissen Pulpapartieen als modificirte Abschnitte der Gefässscheiden auf (daher Gefässscheidenparenchym).

An den kleineren Arterienästen fand Müller bei frisch eingefangenen Thieren gewöhnlich eine stärkere Entwickelung der Adventitia, die innerhalb eines zarten Netzes eine Infiltration von Leukocyten aufwies. Gelegentlich wurde auch eine besonders mächtige Entwickelung der Adventitia zu einer starken zellenhaltigen Scheide beobachtet. So bot eine frisch eingefangene *Rana esculenta* deutliche rundliche und längliche weissgraue Stellen in ihrer Milz, und diese ergaben sich als dichte Zellanhäufungen innerhalb eines feinen Fasernetzes, im Centrum mit je einem blutkörperchenhaltigen dünnwandigen Capillargefäss versehen. Hier handelte es sich also nicht nur um eine stärkere Entwickelung der Adventitia an den grösseren und kleineren Arterienästen, sondern auch um eine Fortsetzung der zellhaltigen Scheide auf die Capillaren („Capillarscheiden", Müller).

In gleichem Sinne spricht sich auch der letzte Untersucher der Froschmilz, A. J. Whiting (1897) aus. Auch er beschreibt (wahrscheinlich für *Rana fusca*) Anhäufungen von Lymphzellen in Form einer Scheide um die Arterie.

Gegenüber diesen bestimmten Auffassungen ist H. Hoyer jun. der Ansicht, dass das Verhalten der Follikel zu den Gefässen in der Froschmilz bis auf Weiteres noch nicht mit Sicherheit angegeben werden kann. Hoyer findet zwar oft die Follikel in der Nähe von Arterien, zuweilen auch um eine Arterie herum, doch gelang es ihm niemals, durch Injection Arterien oder Capillaren in einem Follikel sichtbar zu machen. Hierüber würde also erst durch neue Untersuchungen völlige Klarheit zu schaffen sein.

Die Follikel zeigen, auch bei Thieren derselben Species, eine gewisse Labilität; sie werden zu verschiedenen Zeiten und unter verschiedenen Ernährungsbedingungen der Thiere in verschiedener Ausbildung angetroffen. Diese schon früheren Untersuchern bekannte Thatsache wurde neuerdings durch Hoyer jun. für *Rana esculenta* genauer verfolgt, und die gewonnenen Resultate verdienen alle Beachtung. H. Hoyer constatirte darüber Folgendes: Frösche, die im Herbst eingefangen waren und in Gefangenschaft den Winter zugebracht hatten, zeigten in ihrer Milz „verödete Follikel"; d. h. an Stellen, die nach Form, Grösse und Lage Follikeln entsprachen, fand sich nur ein ziemlich dichtes Netz von reticulärem Gewebe ohne Leukocyten, aber von einer breiten Zone von granulirten Zellen mit fragmentirten Kernen umgeben, deren Granula bei Färbung mit Ehrlich-Biondi'scher Lösung ausserordentlich deutlich zum Vorschein kamen. Zuweilen war seitlich an einem solchen verödeten Follikel eine Infiltration des Reticulum mit frischen Leukocyten sichtbar, die den Eindruck eines sich neu bildenden Follikels machte.

Im Gegensatz hierzu waren solche leeren Follikel bei frisch gefangenen Frühjahrsfröschen gar nicht oder nur in geringer Zahl vorhanden, dagegen

fanden sich in der Milz reichliche kleine oder grössere Anhäufungen von Leukocyten, die auf eine Neubildung von Follikeln schliessen liessen. Bei Fröschen, die im Sommer oder Herbst untersucht wurden, waren die Follikel theilweise noch mit Leukocyten gefüllt, andere enthielten fast nur noch ein sehr dichtes Netz von Bindegewebe, dessen Fasern und Kerne sich noch sehr gut färbten.

An mir vorliegenden Milzpräparaten, die von verschiedenen Exemplaren von *Rana esculenta* stammen, kann ich das sehr variable Aussehen der Follikel bestätigen. Speciell finde ich in der Milz eines erwachsenen Thieres neben spärlichen zellreichen Follikeln Gebilde, die den „verödeten Follikeln" Hoyer's entsprechen. Sie heben sich durch ihre dunklere Färbung (in Hämatoxylin, Eosin) scharf von der Umgebung ab und sind von dieser häufig auch durch Spalten getrennt. Diese Erscheinung hängt offenbar mit der festeren Consistenz der Follikel zusammen, die durch das dichtere Bindegewebe bedingt ist. Ihr Gehalt an Leukocyten ist nicht bedeutend. Einigen dieser Gebilde finde ich seitlich kleine Anhäufungen von Leukocyten ansitzen — wie das auch Hoyer beschrieb. Eine wichtige Erscheinung, die diese verödeten Follikel darbieten, ist aber ihr Reichthum an Pigment. Auch Hoyer bemerkt, dass mit dem Verschwinden von Leukocyten das Auftreten von Pigmentkörnern im Reticulum und in den leeren Follikeln Hand in Hand zu gehen scheint, und in den mir vorliegenden Präparaten zeichnen sich die erwähnten dunkleren Partieen durch ihren Reichthum an Pigment aus. Wahrscheinlich erklärt sich auch so die Angabe von W. Müller, dass Pigmentablagerungen gelegentlich in „streifigen freiliegenden Massen" liegen.

Die Pigmentzellen der Milz erfordern somit auch hinsichtlich ihrer Beziehungen zu den Follikeln und zu der Rückbildung derselben erneute Untersuchungen. (Wie oben erwähnt, hat W. Müller eine Beziehung der Pigmentzellen zu den Follikeln mit Entschiedenheit in Abrede gestellt.)

Verhalten der Blutgefässe in der Milz.

Das Verhalten der Arterien und Venen in der Milz gestaltet sich nach H. Hoyer folgendermaassen: Die *A. lienalis*, aus *Tunica intima*, einer kräftigen (muskulösen) *Tunica media* und der aus dem Kapselgewebe fortgesetzten Adventitia bestehend, theilt sich bald nach ihrem Eintritt in das Organ in mehrere gestreckt verlaufende Aeste, welche unter weiterer Verästelung in ebenfalls gestreckt verlaufende Capillaren übergehen. Dabei geht die Media ganz verloren, und von der Adventitia bleibt nur eine äusserst dünne Lage als Bekleidung der Capillaren übrig, an welche sich die Fasern des Netzwerkes anheften. Nach Hoyer gehen dann weiterhin die Capillaren unter Erweiterung ihres Endabschnittes in das Netzwerk der Pulpa über. (Hierüber siehe später.)

Die venösen Gefässe sammeln sich nach Hoyer aus den wandungslosen Räumen des Reticulums. Hoyer giebt an, dass auch die Anfänge der Venen, soweit sie innerhalb der Milz selbst liegen, kein geschlossenes Endothelrohr besitzen, und dass bis zu dem Austritt der Vene aus der Milz ein solches nicht nachzuweisen sei. Die Hauptvene der Milz entsteht in dem Inneren des Organes und hält sich in ihrem Verlaufe dicht an die Arterie; kleinere Venen verlaufen ausserdem noch nach der Peripherie des Organes und fliessen dann unter der Kapsel mit der Hauptvene zur *Vena lienalis* zusammen.

Mit den soeben recapitulirten Angaben Hoyer's stimmt die ältere Schilderung von W. Müller in der Hauptsache überein; hinzuzufügen bleibt, dass nach W. Müller die Adventitia der kleineren Arterien und der Capillaren eine

cytogene Umwandlung erleidet und so eine gleichförmige Umhüllungsschicht der Gefässe bildet, die hin und wieder locale Hyperplasieen (Malpighi'sche Körperchen, Follikel) erzeugt. Wie oben erwähnt, wird die gleiche Auffassung auch von anderen Seiten getheilt.

Genauer zu erörtern bleibt dann noch die Frage nach dem Uebergange des Blutes aus den Arterien in die Venen — bekanntlich der meistumstrittene Punkt in der Lehre von der Structur der Milz überhaupt. Die Anschauungen darüber gehen auch heute noch sehr aus einander.

Billroth nahm 1857 an, dass sich die Capillaren in das „cavernöse Maschenwerk" der Milzpulpa (d. h. Reticulum) öffnen; durch Eindringen der Injectionsmasse (bei Injection von der Arterie oder Vene) werden die Maschen um das Doppelte ihres Durchmessers ausgedehnt. Genau konnte die Auflösung der Capillarwand in das Reticulum aber nicht constatirt werden. Aus dem Reticulum sollten dann wieder die Venenanfänge entspringen. Das Reticulum der Follikel wurde bei Injectionen nicht gefüllt; es steht also mit den Bluträumen der Pulpa nicht in Zusammenhang. Die gleiche Anschauung findet sich bei W. Müller, Stoff und Hasse, H. Hoyer sen. und H. Hoyer jun.

Namentlich W. Müller trat entschieden dafür ein, dass zwischen die Capillaren und die Venen der Milz die „intermediäre Blutbahn der Pulpa" eingeschoben sei. Die arteriellen Capillaren gehen nach Müller mit durchbrochenen Wandungen in die Blutbahnen der Pulpa über, in welchen sich das Blut frei zwischen den Zellen und der Intercellularsubstanz bewegt; aus diesen ergiesst es sich in die zarten mit durchbrochener Wand beginnenden Venen.

Nicht minder bestimmt behaupten Olga Stoff und Sophie Hasse die Auflösung der Capillargefässe in wandungslose lacunäre Bahnen des Reticulum und andererseits den Anfang der Venen aus solchen wandungslosen Bahnen. Gerade bei *Rana esculenta* geben sie an, die anschaulichsten Resultate mit Injectionen gehabt zu haben. Ihre Injectionsresultate werden von Frey vertreten. Schliesslich sind auch H. Hoyer sen. und H. Hoyer jun. für die Annahme einer Auflösung der Arterien in das Pulpagewebe eingetreten.

Demgegenüber wird von anderer Seite auch in der Froschmilz eine geschlossene Blutbahn angenommen. Ob Billroth, der unter Aenderung seiner ursprünglichen Auffassung sich 1861 für den directen Zusammenhang der Arterien und Venen vermittelst Capillaren aussprach, speciell auch die Froschmilz nochmals untersucht hat, steht dahin; eine diesbezügliche Erwähnung habe ich bei ihm nicht gefunden. Wohl aber haben Stieda und Schweigger-Seidel auch für die Froschmilz speciell die geschlossene Blutbahn vertreten, und Schweigger-Seidel hat die rothe Pulpa der Froschmilz als ein „cavernöses Wundernetz" bezeichnet. Als entschieden ist dieser Punkt somit noch nicht zu betrachten; die Lehre von den lacunären Blutbahnen der Pulpa zählt aber jedenfalls in Bezug auf die Froschmilz die grössere Menge von Vertretern.

Ueber das Verhalten der Lymphgefässe und der Nerven in der Froschmilz liegen specielle Untersuchungen nicht vor.

D. Organa respiratoria propria.

D. Organa respiratoria propria.

1. Uebersicht der Abschnitte. Functionen.

1. Uebersicht der Abschnitte. Functionen.

Als Abschnitte des Respirationstractus haben wir zu unterscheiden: einen unpaaren Anfangsabschnitt, *Pars laryngo-trachealis* (Stimm-

lade, Henle), und zwei paarige, sich daran anschliessende Säcke, die Lungen (Pulmones).

In den Lungen findet der eigentliche Vorgang des Gasaustausches statt; sie sind, wenn auch die respiratorische Function der Haut und der Kopfdarmschleimhaut des Frosches als sichergestellt zu betrachten ist, doch zweifellos die hauptsächlichsten respirirenden Organe. Daneben kommt ihnen noch eine hydrostatische Function zu.

Die unpaare *Pars laryngo-trachealis* erfüllt verschiedene Functionen. Zunächst stellt dieser Theil, die Stimmlade Henle's, den Verbindungsraum zwischen den Lungen und der Mundrachenhöhle dar, den die Luft bei jedem Respirationsact passiren muss. Ein Theil der an ihm ausgebildeten speciellen Einrichtungen steht in Zusammenhang mit dieser Aufgabe. Bei dem Mangel eines in seiner Ausdehnung veränderlichen Thorax wird die Luft aus der Mundrachenhöhle in die Lungen durch einen Schluckact eingepresst, um nunmehr eine Zeit lang in ihnen zu verweilen. Letzteres hat aber die Möglichkeit eines festen Abschlusses der Lungenräume gegen die Mundrachenhöhle zur Voraussetzung; und es ist demnach die *Pars laryngo-trachealis* zunächst ein Abschnitt, dessen Eingang einer willkürlichen Oeffnung und Verschliessung fähig ist. Zu dieser primären Function, die der unpaare Anfangsabschnitt der Luftwege auch bei den stimmlosen mit Lungen versehenen Amphibien erfüllt, kommt aber bei den Fröschen noch eine zweite, secundäre: die der Stimmerzeugung. Auch sie ist natürlich nur durch besondere specielle Vorrichtungen in der *Pars laryngo-trachealis* ermöglicht. — So bietet denn dieser Abschnitt eine grössere Anzahl complicirter Einrichtungen: die Ausbildung eines aus mehreren Stücken bestehenden Knorpelskeletes, Entwickelung einer reich specialisirten Muskulatur, Differenzirung besonderer Partieen der Schleimhaut als Stimmbänder.

Der unpaare Laryngotrachealtheil besitzt nur eine geringe Ausdehnung in longitudinaler Richtung. Es kommt also, und dies steht wieder in Zusammenhang mit der kurzen gedrungenen Körperform des Frosches, nicht zur Differenzirung einer Trachea und besonderer Bronchi, und auch der vorderste Theil der Stimmlade, der morphologisch wie functionell den Kehlkopf repräsentirt, setzt sich nicht scharf gegen den übrigen, trachealen, Theil ab.

Der Umstand, dass der unpaare Anfangsabschnitt des Respirationstractus bei den schwanzlosen Amphibien Kehlkopf und Trachea der höheren Wirbelthiere repräsentirt, wurde zuerst von Henle (1839) scharf betont. Henle

führte auch die Bezeichnung Stimmlade für jenen Abschnitt ein. Ebenso hob Henle hervor, dass die bisher meist als „Stimmritze“ bezeichnete Spalte bei den Anuren nicht der Stimmritze der höheren Wirbelthiere entspricht. Henle nannte daher jene Spalte: *Aditus laryngis*, wofür Bergmann (Bergmann und Leuckart) „Kehlritze“ zu sagen vorschlägt. Jedenfalls muss die Verschiedenheit dieser Spalte von der eigentlichen Stimmritze oder *Rima glottidis* festgehalten werden.

Anpassung der Nasenhöhle an die respiratorische Function.

Anpassung der Nasenhöhle an die respiratorische Function.

Kurz sei an dieser Stelle bereits der Bedeutung der Nasenhöhle für die Respiration gedacht. Die Nasenhöhle des Frosches, wie die der Amphibien überhaupt, erfüllt bereits eine doppelte Function: sie enthält das Geruchsorgan und dient ferner als Zugang für die Athmungsluft zur Mundrachenhöhle, resp. als Ausgang aus derselben. Letztere Bedeutung ist beim Frosch um so wichtiger, als der eigenthümliche Mechanismus der Respiration eine Athmung bei offenem Maule ausschliesst. Die Beeinflussung, die die ursprünglich nur als Geruchsorgan entstandene Nasenhöhle durch Uebernahme der neuen Function: als Respirationsweg zu dienen, erfahren hat, prägt sich beim Frosch zunächst aus in der inneren Einrichtung der Nasenhöhle, in der Scheidung einer *Regio olfactoria* und einer *Regio respiratoria*, die beide durch den Schleimhautcharakter unterschieden sind. Dagegen ist die bei den Amnioten sich vollziehende Vergrösserung der Nasenhöhle auf Kosten der primären Mundhöhle unter Ausbildung eines secundären Gaumens beim Frosch nur in einem allerersten Anfange zu constatiren. Sie kommt zum Ausdruck in der Configuration der Choane (*Apertura nasalis interna*) und in der Bildung der seitlichen Nasenrinne. Der Gaumenfortsatz, der die Choane lateral umzieht (S. 15), ist die erste Andeutung eines secundären Gaumens, die laterale Nasenrinne der Anfang einer Zuschlagsbildung von der Mundhöhle zur Nasenhöhle. Die *Apertura nasalis interna* steht somit nicht mehr ganz auf dem Zustand der primitiven Choane, sondern muss bereits als secundäre Choane bezeichnet werden (Seydel). Was die Bedeutung dieser Einrichtung anlangt, so kann der Gesichtspunkt, die Einathmungsluft dem Kehlkopf zuzuleiten, wie er für das Verständniss der Gaumenbildungen bei den nach dem „Saugpumpen-Mechanismus“ athmenden höheren Wirbelthieren Gültigkeit hat, bei dem Frosch nicht wohl in Frage kommen, da, wie aus der Betrachtung des Athmungsmechanismus hervorgeht, die in die Mundhöhle aspirirte Luft gar nicht die Bestimmung hat, continuirlich in die Lungen weiter zu strömen. Aber allerdings mag die Ausbildung jener Rinne die Bedeutung haben, die Respirationsluft seitlich um die bei geschlossenem Maule dem Mundhöhlendache anliegende Zunge herum nach hinten zu leiten und in entsprechender Weise auch dem Exspirationsstrom den Weg zu erleichtern (Seydel).

Erste Entwickelung der Luftwege.

Erste Entwickelung der Luftwege.

Entwickelungsgeschichtlich tritt, nach Märtens, die Stimmladenanlage bei *Rana temporaria* (wohl *Rana fusca*) als einfache Ausstülpung des Darmrohres auf, von gleichem Epithel wie jenes ausgekleidet, und bildet zunächst eine an der ventralen Fläche des Darmrohres in ganz derselben Richtung, wie dieses, hinziehende, schmale, in ihrer ganzen Länge mit dem Darmrohre in offener Verbindung stehende Rinne. Dadurch, dass letztere beiderseits je einen caudalwärts geschlossenen Fortsatz aussendet, kommt es zur Entstehung der

Lungen. Bei Larven von circa 4 mm Gesammtlänge (ohne jede Extremitätenentwickelung) sind dieselben noch sehr klein; ihr enges Lumen wird umschlossen von einer dicken, aus drei bis vier Zellschichten gebildeten Wand, deren innerste Schicht sich aus einem einfachen Cylinderepithel zusammensetzt. Eine einfache oder doppelte Lage rundlicher Zellen folgt, und die äusserste Begrenzung gegen die Bauchhöhle hin bildet eine Lage platter Zellen, die die Lungen zugleich in enge Verbindung setzt mit der von den gleichen Zellen gebildeten äusseren Schicht der Darmwand. Weiterhin schliesst sich die Stimmlade fast in ganzer Ausdehnung vom Darmrohr ab, nur vorn eine kleine Oeffnung lassend. Sie stellt dann ein unter dem Darmrohr gelegenes getrenntes zweites Rohr dar, welches noch vorherrschend von dem gleichen Epithel wie der Vorderdarm ausgekleidet ist. Aus der im Uebrigen zelligen Umgebung tritt eine Längs- und eine Ringmuskellage an die Stimmlade heran. Es besteht somit in der ersten Zeit des Larvenlebens eine rein häutige Stimmlade. Sobald aber Luft in diese eindringt, wird eine allgemeine, hauptsächlich in Folge einer Abplattung der Zellelemente eintretende Verdünnung ihrer Wand bemerkbar, wodurch das ganze Organ die Gestalt eines dünnen membranösen, nach hinten in zwei Zipfel auslaufenden Sackes bekommt. Nur der craniale Theil der dorsalen Wand, welcher der ventralen Darmwand dicht anlagert, bleibt unverändert und tritt auf diese Weise als mässige Verdickung aus seiner Umgebung hervor. Noch deutlicher wird diese Hervorragung dadurch, dass die hier gelagerten Zellen zu wuchern beginnen. Dieser Wucherungsprocess dringt dann von hier aus sowohl schwanzwärts in Gestalt zweier beiderseits von der Mittellinie gelegener Längswülste, als auch ventralwärts langsam vor. Die Wülste nehmen an Dicke mehr und mehr zu und treten schliesslich mit der Ventralwand der Stimmlade erst in Berührung, dann in gewebliche Verbindung. Auf diese Weise wird das Luftrohr zunächst in seinen cranialen Theilen verengt, und dieser craniale Theil bildet so eine Art kurzen, starr- und dickwandigen Mundstückes an dem im Uebrigen membranösen sackförmigen luftführenden Apparat. Im Gebiete jenes Mundstückes, und zwar in den erwähnten Verdickungen, treten dann zu der Zeit, wo die Hinterbeine als stummelförmige Körperanhänge eben sichtbar werden, die Anlagen der Stellknorpel auf. Einige weitere Angaben hierüber, wie über die Entwickelung der Muskulatur folgen später. —

2. Die Stimmlade (*Pars laryngo-trachealis*).

Stimmlade.

Allgemeine Einrichtung.

Allgemeine Einrichtung.

Die Stimmlade stellt ein von einer Fortsetzung der Rachenschleimhaut ausgekleidetes Hohlorgan dar, das zwischen den *Processus postero-mediales* des Zungenbeinknorpels wie zwischen den Zinken einer Gabel gelegen ist. Seine Wände erfahren eine Stütze durch das knorplige Laryngotrachealskelet. Besonders der Anfangstheil der Stimmlade erhält dadurch feste Wandungen, während der distale Abschnitt, an den sich die Lungen anschliessen, den Charakter eines dünnhäutigen, von dem Skelet nur unvollkommen verstärkten Sackes besitzt. Das Skelet, das den Anfangstheil der Stimmlade umgiebt,

steht unter der Herrschaft der Laryngotrachealmuskulatur, und wird dadurch noch mannigfaltiger specieller Bewegungen fähig. Als Ganzes folgt die Stimmlade den Bewegungen des Zungenbeines.

Schon im vorigen Abschnitt wurde besonders betont, dass eine Trennung des Laryngotrachealtheiles in Larynx und Trachea nicht durchführbar ist. Nichtsdestoweniger kann immerhin, wie es gewöhnlich geschieht, der vordere Theil der Stimmlade als Larynx (primitiver Kehlkopf) bezeichnet werden. Im Inneren wird er von den in longitudinaler Richtung ausgespannten Stimmlippen (*Labia vocalia*) durchsetzt, die den Stimmapparat (Glottis) bilden und die Stimmritze (*Rima glottidis*) zwischen sich fassen. Die Wandungen des primitiven Kehlkopfes erhalten eine Stütze durch die vom übrigen Knorpelskelet abgegliederten, morphologisch sicher bestimmbaren *Cartilagines arytaenoideae*. Letztere begrenzen auch den *Aditus laryngis* (die Kehlritze), d. h. den Eingang in den Laryngotrachealsack von der Mundhöhle her. Dieser *Aditus laryngis* ist im Ruhezustand (richtiger: in der Athempause, die nach der Inspiration eintritt) geschlossen, seine Oeffnung erfolgt immer nur kurz vorübergehend (siehe Athmungsmechanismus). Der *Aditus laryngis* erscheint als eine longitudinal gestellte Spalte auf der Höhe der *Prominentia laryngea*, die hinter dem *Sulcus praelaryngeus*, im hintersten Abschnitt der Mundrachenhöhle liegt (siehe S. 17).

Epiglottis.

Howes hat darauf aufmerksam gemacht, dass bei *Rana temporaria* und *esculenta* sich seitlich vom vorderen Ende des *Aditus laryngis* manchmal zwei Schleimhautprominenzen finden, die nach vorn hin über den *Sulcus praelaryngeus* vorspringen. Sie sind individuell verschieden ausgebildet, manchmal nicht unbeträchtlich und durch eine Querfalte verbunden. Howes betrachtet sie als Bildungen, die eine Epiglottis repräsentiren.

Topographie.

Topographie. Der Anfangstheil der Stimmlade wird von vorn und von den Seiten durch die nach hinten divergirenden *Processus postero-mediales* des Zungenbeinknorpels umfasst, deren Ventralumfang die *Mm. hyoglossi* und *Mm. geniohyoidei* aufliegen. Mit der Umgebung des *Aditus laryngis* ist die Schleimhaut der Mundrachenhöhle fest verwachsen. Von der Ventralseite her präparirt lassen die Wände der Stimmlade nach den einzelnen Abschnitten verschiedene topographische Beziehungen erkennen. Der vorderste Theil der Ventralwand blickt, zwischen den Ursprüngen der *Mm. geniohyoidei* und *Mm. hyoglossi*, in den vorderen cervicalen Abschnitt des *Sinus lymphaticus sternalis*, der sich auch an den lateralen Umfang des vorderen Stimmladen-Abschnittes ausdehnt. Das Laryngotrachealskelet springt hier mit zwei Prominenzen vor (siehe Theil II, Fig. 142, S. 514). Dahinter folgt ein Abschnitt der Ventralwand, der mit dem vordersten (vor dem *Sinus venosus cordis* gelegenen) Abschnitt der dorsalen Pericardialwand einheitlich ist und somit in den vorderen Theil des Pericardialsackes blickt (Fig. 27 auf S. 68). Die caudale Wand der Stimmlade schliesslich blickt in den mittleren Theil des *Sinus pulmonalis*; ein unvollkommenes medianes

Septum geht durch den Sinus hindurch und verbindet die caudale Wand der Stimmlade mit der *Spina oesophagea* des Cricotrachealknorpels, die dem Oesophagus anliegt.

Function.

Zur Function. Das Verhalten der Stimmlade in den verschiedenen Phasen der Respiration wird weiter unten besprochen werden. In Bezug auf die Stimmerzeugung mögen dagegen einige Punkte hier angeführt werden. Der Regel nach schreit der Frosch mit geschlossenem Maule, doch kann dies auch, namentlich bei Schmerzäusserungen, bei geöffnetem Maule geschehen (von Heinemann hervorgehoben und nicht schwer zu beobachten). Heinemann schildert den Vorgang bei *Rana esculenta* folgendermaassen: „Sie schliessen die Nasenlöcher, treiben durch den Druck der Bauchpresse die Luft durch die Stimmlade in die Mundhöhle und erweitern diese allmählich durch Herabziehen der Kehle; gleichzeitig treten bei dem Männchen die Kehlblasen hervor; hat die Kehle ihren tiefsten Stand erreicht, so öffnen sie auf einen Augenblick die Nasenlöcher, schliessen dieselben gleich wieder und inspiriren, worauf der Vorgang sich wiederholt.“ Die rasch auf einander folgenden Stösse, die den eigenthümlichen Charakter der Froschstimme bedingen, entstehen nach Heinemann's Beobachtung dadurch, dass der *Aditus laryngis* sich abwechselnd mit grosser Geschwindigkeit öffnet und schliesst, während die Bauchmuskeln sich contrahiren. Die (früher als nothwendig angenommenen) Palpitationen der Zunge sind also überflüssig zur Erklärung dieser Stösse. Beim Schreien verengt sich die *Rima glottidis*, während sich gleichzeitig der *Aditus laryngis* erweitert. (Siehe auch Muskulatur.)

Skelet der Stimmlade.

Skelet der Stimmlade.

Das Skelet der Stimmlade (Laryngotrachealskelet) des Frosches besteht aus drei grösseren und vier kleineren knorpligen Gebilden: der unpaaren *Cartilago cricotrachealis* und zwei *Cartilagines arytaenoideae*, denen sich noch die kleinen *Cartilagines apicales* und die *Cartilagines basales* anschliessen.

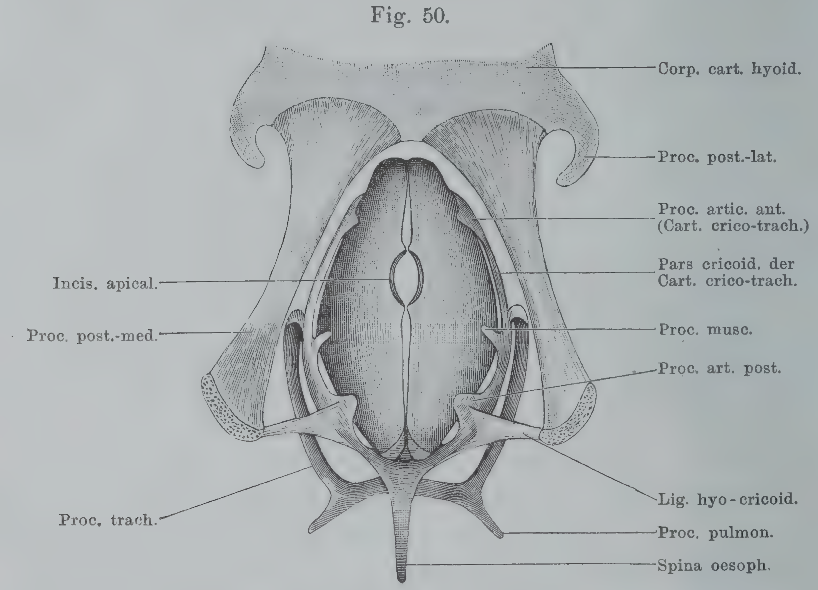
Im Speciellen zeigen die einzelnen Ranaspecies Unterschiede in der Gestaltung der einzelnen Abschnitte des Laryngotrachealskelets; noch viel mannigfaltiger stellen sich die Differenzen bei Berücksichtigung anderer Anurengattungen. Specielle Angaben hierüber machte Henle (1839), neuerdings H. H. Wilder, zusammenfassend behandelt wurden die verschiedenen Zustände durch Goeppert (1898). Die nachfolgende Schilderung gilt für *Rana esculenta*; einige Besonderheiten von *Rana fusca* sollen an geeigneter Stelle angeführt werden, doch sei schon hier bemerkt, dass *Rana fusca* in verschiedenen Punkten einen primitiveren Zustand repräsentirt als *Rana esculenta*. (Bei den Autoren, die die diesbezüglichen Verhältnisse untersucht haben, findet sich stets die Bezeichnung *Rana temporaria* im Gegensatz zu *Rana esculenta*; gemeint ist damit wohl stets *Rana fusca*. Wie sich *Rana arvalis* verhält, bleibt im Speciellen noch festzustellen.)

1. *Cartilago crico-trachealis.*

An der unpaaren *Cartilago crico-trachealis* sind zu unterscheiden: ein vorderer Theil als *Pars cricoidea* und ein hinterer Theil als

Pars trachealis. — Die *Pars cricoidea* (Annulus, Wilder) stellt einen knorpligen Ring dar, der den Laryngotrachealsack umgiebt. Die Ebene des Ringes steht bei *Rana esculenta* (eine Lage des Thieres vorausgesetzt, wo die Bauchfläche dem Boden aufliegt) weder ausgesprochen vertical noch ausgesprochen horizontal, vielmehr derartig schräg, dass die hintere Hälfte des Ringes dorsal, die vordere ventral

Fig. 50.

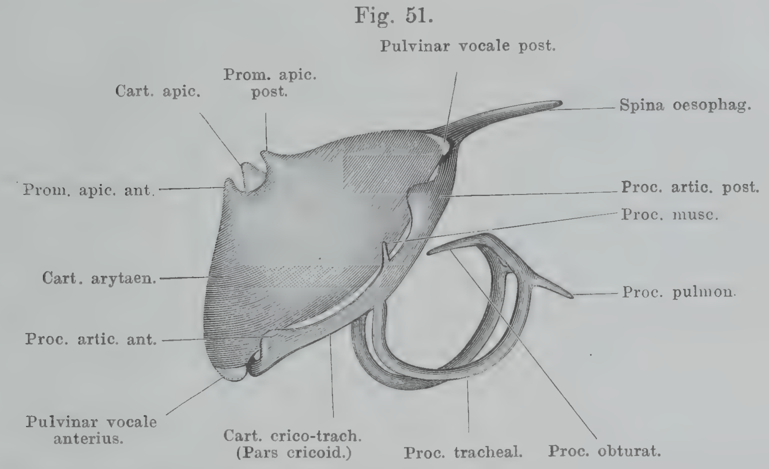


Knorpliges Laryngotrachealskelet von Rana esculenta, von der Dorsalseite. Die Cartilagines apicales sind entfernt. Sechsmal vergrössert.

von dem Laryngotrachealsack liegt. Der hinterste dorsale Abschluss des Ringes verlängert sich caudalwärts in einen lang ausgezogenen medianen Fortsatz, *Spina oesophagea*, der sich dem Ventralumfang des Oesophagus anlegt und mit diesem eng verbunden ist. Ausser dieser *Spina oesophagea* sind an der *Pars cricoidea* des Cricotracheal-knorpels noch jederseits drei Vorsprünge zu unterscheiden, zwei *Processus articulares* und ein *Processus muscularis.* Der *Processus articularis posterior* stellt eine Verbreiterung des Cricotrachealknorpels an seinem hinteren seitlichen Umfang, in kurzer Entfernung von der Mittellinie, vor, die sich dem äusseren Umfang des Arytaenoidknorpels anlegt. An ihrer Aussenfläche befestigt sich das *Ligamentum hyo-cricoideum* und das *Ligamentum inter-cricoideum.* Der *Processus articularis anterior* (*cardiac process* Wilder) ist eine ähnlich gestaltete Verbreiterung am vorderen seit-

lichen Umfang des Cricotrachealknorpels; auch sie legt sich der Aussenfläche des Arytaenoidknorpels an. In einiger Entfernung vor dem hinteren Gelenkfortsatz, aber noch hinter dem Abgang des *Processus trachealis*, erhebt sich auf dem Cricotrachealknorpel ein dünner spitzer *Processus muscularis* (*anterior pharyngeal process*, Wilder). Er ist in eine sehnige Platte eingewebt, an der sich mehrere Muskeln

Fig. 51.

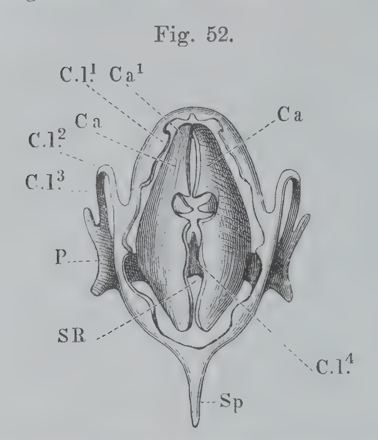


Knorpliges Laryngotrachealskelet von Rana esculenta, von der linken Seite. Sechsmal vergrössert.

befestigen: zwei, die in querer, und zwei, die in longitudinaler Richtung verlaufen. Dies ist so zu verstehen, dass je zwei der Muskeln von gleichem Verlaufe zusammengehören und an dem Fortsatz eine Unterbrechung erfahren. — Der vorderste Theil des Cricotrachealknorpels bildet einen quer gelagerten Bügel. — Die *Pars trachealis* des Cricotrachealknorpels besteht aus zwei dünnen seitlichen Knorpelspangen, die hinten durch eine Querbrücke unter einander verbunden werden. Der dünne laterale Schenkel (*Processus trachealis* Goeppert; *Processus bronchialis* Wilder) jeder Seite geht vom lateralen Umfang der *Pars cricoidea* aus ventralwärts, umzieht in elegantem Bogen den lateralen Umfang des Laryngotrachealsackes und dann, nach rückwärts und medialwärts weiter verlaufend, den ventralen Umfang desselben, auf der Grenze gegen den Lungensack. Durch einen Querbügel, der am ventralen Umfang des Laryngotrachealsackes, dicht vor der Bifurcation, von einer Seite zur anderen zieht, stehen die beiden lateralen Schenkel unter einander in Verbindung. Von der Mitte des Querbügels springt nach vorn ein spitzer Fortsatz vor, er mag *Processus obturatorius* heissen (Fig. 55). In entgegengesetzter Rich-

tung, caudalwärts, geht von der Zusammenstossstelle des *Processus trachealis* mit dem Querbügel ein *Processus pulmonalis* ab, der dem medialen Umfang des Lungensackes eine Strecke weit anliegt. Durch die *Processus tracheales*, die *Processus pulmonales* und den *Processus obturatorius* kommt, wie Wilder treffend bemerkt, die Figur eines eleganten W zu Stande. — Mit der vorderen Hälfte der *Pars cricoidea* des Cricotrachealknorpels zusammen bildet die *Pars trachealis* einen Rahmen, in dem die ventrale Wand des Laryngotrachealsackes ausgespannt ist. Dieser Abschnitt der Sackwandung — der zum grossen Theil auch zugleich die dorsale Wand des Pericards bildet — besitzt eine gewisse Selbständigkeit und kann als *Membrana obturatoria* des Cricotrachealknorpels bezeichnet werden. (Die Grenze des Pericards auf der *Membrana obturatoria* ist in Fig. 27 auf S. 68 eingetragen.) Der *Processus obturatorius* schiebt sich in diese Membran hinein vor. Manchmal geht von dem *Processus trachealis*, jederseits in kurzer Entfernung vom Cricoidknorpel, ein kurzer Fortsatz nach aussen, zur Stütze des Anfanges des Lungensackes. (Diese Fortsätze sind auf der der ersten Auflage entstammenden Fig. 52 von Wiedersheim dargestellt; constant sind sie nicht.) Als weitere Besonderheit fand ich einige Male einen dünnen knorpligen medianen Fortsatz, der von der hinteren Circumferenz der Querbrücke der *Pars trachealis* ausging, und in der hinteren Wand des Laryngotrachealsackes sich dorsal-caudalwärts erstreckte bis zu der Wurzel der *Spina oesophagea* der *Pars cricoidea*. Mit dieser war der Fortsatz verschmolzen. Es bestand hier also eine knorplige Verbindung der hinteren Circumferenz der *Pars cricoidea* mit der der *Pars trachealis* durch einen medianen Bügel.

Fig. 52.



Laryngotrachealskelet von Rana esculenta; mit accessorischem Fortsatz am Cricotrachealknorpel. Nach Wiedersheim, aus der I. Auflage: Ca Cartilago arytaenoidea. Ca[1] vorderes Ende derselben. C.l[1] bis C.l[4] Cartilago cricotrachealis. P Pars trachealis derselben. Sp Spina oesophagea. SR Aditus laryngis.

Als Unterschiede, die der Cricotrachealknorpel von *Rana temporaria* gegenüber dem von *Rana esculenta* zeigt, giebt H. H. Wilder an: 1. die Ebene des durch die *Pars cricoidea* gebildeten Ringes steht senkrecht zur Längsachse des Körpers in einer transversalen Ebene; 2. der *Processus articularis antorior* ist mit dem Arytaenoidknorpel verschmolzen, und 3. die Querbrücke der *Pars*

trachealis fehlt. Es geht also von jeder Seite der *Pars cricoidea* ein Fortsatz (*Processus bronchialis*, Wilder, *Processus trachealis*, Göppert) ab, der ventralwärts verlaufend den Laryngotrachealsack an der Grenze gegen den Lungensack umzieht und dann frei endet. Letzteres Verhalten wird schon von Henle richtig angegeben, es stellt einen primitiveren Zustand gegenüber dem bei *Rana esculenta* weiter fortgebildeten dar.

2. *Cartilagines arytaenoideae* (Giessbeckenknorpel, Stellknorpel).

Die *Cartilagines arytaenoideae* sind dreieckige dünne Knorpelplatten, die rechts und links vom Kehlkopfeingang gelagert sind. Sie sind lateralwärts ausgebaucht, d. h. sowohl in der Längs- wie in der Querrichtung nach aussen convex gekrümmt, so dass sie in natürlicher Lage an eine geschlossene Malermuschel erinnern. Vorn und hinten werden sie durch Bindegewebe beweglich unter einander verbunden. Ihrer Gestalt gemäss kann man an ihnen drei Ränder unterscheiden, von denen der eine, längste, die ventral- und caudalwärts blickende Basis der Lamelle repräsentirt. Er verläuft nicht ganz gerade, sondern in seinem mittleren Abschnitt mit convexer Krümmung. Der zweite und dritte Rand blicken dorsalwärts und begrenzen den Kehlkopfeingang unmittelbar. Sie würden in der Mitte nach Art eines Dachgiebels zusammenstossen, wenn sich hier nicht ein halbmondförmiger Ausschnitt fände, die *Incisura apicalis*, die vorn und hinten durch je einen kleinen Höcker, *Prominentia apicalis anterior* und *Prominentia apicalis posterior*, begrenzt wird. Der Ausschnitt selbst wird von dem beweglich aufsitzenden Spitzenknorpel (*Cartilago apicalis*) eingenommen (Fig. 51). Die Arytaenoidknorpel sind so angeordnet, dass ihre längste Achse longitudinal verläuft, doch so, dass das hintere Ende mehr dorsal steht als das vordere. Die beiden verschmälerten Enden sind nach einwärts umgebogen. Die vorderen Enden beider Arytaenoidknorpel springen an der Ventralseite in der Gabel der *Processus posteromediales* des Zungenbeinknorpels in Form zweier Prominenzen vor (Fig. 55).

Die Arytaenoidknorpel von *Rana fusca* sind höher (im Verhältniss zur Länge ihrer Basis) als die von *Rana esculenta*, und stehen (Wilder) so, dass das eine Ende dorsal-, das andere ventralwärts gerichtet ist. Der Kehlkopfeingang öffnet sich somit mehr nach vorn hin als bei *Rana esculenta*, wo er mehr dorsalwärts blickt. Wilder sieht in dem Verhalten bei *Rana fusca*, dem übrigens auch die Stellung des Cricotrachealknorpels entspricht, den primitiveren Zustand; Märtens stimmt ihm hierin bei und weist darauf hin, dass es die besondere Art der Entwickelung des Cricotrachealknorpels ist, die die Verschiedenheit bedingt.

3. *Cartilagines apicales*, Spitzenknorpel (*Cart. Santorinianae*, Henle).

Der Spitzenknorpel jeder Seite ist ein kleines conisch gestaltetes Knorpelchen, das in der *Incisura apicalis* des Arytaenoidknorpels beweglich befestigt ist. Es bildet eine mittlere apicale Prominenz am Rande des Kehlkopfeinganges.

4. *Cartilagines basales.*

Die *Cartilago basalis* jeder Seite ist ein kleines Knorpelchen, das medial von der Basis der *Cartilago arytaenoidea*, etwa der Mitte derselben entsprechend, gelagert ist, eingeschlossen in eine quere Schleimhautfalte, die weiter unten als *Frenulum labii vocalis* geschildert werden soll, und zugleich in der Sehne des *M. dilatator laryngis*. Zerfällung in zwei Knorpelchen wurde von mir beobachtet.

Henle beschreibt ein Knorpelchen, das dem eben geschilderten entsprechen dürfte, von *Microps Bonaparti*, und erwähnt, dass Mayer es bei *Bufo Lazarus Sp.* gefunden habe. Bei den einheimischen Anuren erwähnt er Nichts davon. Es ist bei *Rana esculenta* leicht als Verdickung im äusseren Theil des *Frenulum labii vocalis* erkennbar, und erweist sich mikroskopisch als hyaliner Knorpel. Es hat die Bedeutung eines sogenannten „Sehnenkorpels".

Entwickelung und Phylogenese des Laryngotrachealskeletes.

Entwickelung und Phylogenese.

Die Entwickelung des Laryngotrachealskeletes bei den anuren Amphibien wurde durch M. Märtens verfolgt. Danach kommt es interessanter Weise im Kehlkopf der Anuren nicht mehr zur Anlage einer einheitlichen *Cartilago lateralis*, — wie sie bei vielen Urodelen besteht und phylogenetisch als Ausgangsbildung für die verschiedenen Stücke des Laryngotrachealskeletes der Anuren anzusehen ist —, vielmehr entstehen die *Cartilago arytaenoidea* und die *Cartilago cricotrachealis* jeder Seite selbständig für sich. Ja, bei Rana (*esculenta* und *fusca*), sowie bei Hyla, ist auch der Cricotrachealknorpel nicht mehr eine einheitliche resp. eine aus zwei symmetrischen Hälften entstehende Bildung, sondern jede Hälfte entsteht aus der Verschmelzung zweier ursprünglich selbstständiger Knorpelkerne, eines dorsalen und eines ventralen. — Die *Cartilago arytaenoidea* treibt bei *Rana esculenta* und *fusca* gegen Ende der Metamorphose an ihrem Cranialende drei Fortsätze, von denen der mittlere zuerst hervorwächst. Eine Abtrennung desselben als *Cartilago apicalis* erfolgt spät und ist selbst an jungen umgebildeten Fröschen noch nicht bemerkbar.

Phylogenetisch sind die Knorpel des Laryngotrachealskeletes der Anuren zurückzuführen, wie eben schon angedeutet, auf die *Cartilagines laterales*, d. h. ein Knorpelpaar, das bei niederen Urodelen zur Seite des Luftweges liegt. Aus der einheitlichen *Cartilago lateralis* jeder Seite haben sich die einzelnen Stücke der Anuren herausgebildet (vergl. die Arbeiten von H. H. Wilder und E. Göppert). Die *Cartilago lateralis* selbst wird von Gegenbaur und Wilder als Rest eines fünften Kiemenbogens aufgefasst, wie er bei Selachiern besteht, bei Teleostiern schon reducirt (auf die *Ossa pharyngea inferiora*) ist. Auch Göppert vertritt diese Auffassung, der entsprechend die Laryngealmuskulatur von früheren Kiemenmuskeln abzuleiten wäre (siehe Muskulatur).

Verbindungen des Laryngotrachealskeletes.

Verbindungen des Laryngotracheal-skeletes.

Es sind zu unterscheiden: die Verbindungen der Arytaenoidknorpel unter einander, der Spitzenknorpel mit den Arytaenoidknorpeln, des Cricotrachealknorpels mit den Arytaenoidknorpeln, und schliesslich die Verbindungen zwischen dem Zungenbein und dem Laryngotrachealskelet.

Beide Arytaenoidknorpel werden an ihren vorderen und hinteren abgerundeten Ecken zunächst noch durch dicke netzknorplige Kappen (*Pulvinaria vocalia*; siehe unten) ergänzt, und diese wieder werden durch Bandmassen so unter einander verbunden, dass eine gewisse Beweglichkeit zwischen den Arytaenoidknorpeln beider Seiten ermöglicht ist. Löst man einen Arytaenoidknorpel aus seiner Verbindung vollkommen heraus, so streckt er sich, d. h. die Flächenkrümmung, die ihm vorher ein muschelförmig ausgebauchtes Ansehen verlieh, verschwindet. Das heisst also: in der natürlichen Verbindung unter einander und mit dem Ringknorpel befinden sich die Arytaenoidknorpel in einem gewissen Grad von Spannung, wie Heinemann bereits richtig angiebt.

Die Verbindung der *Cartilago apicalis* mit der *Incisura apicalis* des Arytaenoidknorpels ist eine Syndesmose, die eine leichte Verschiebung des Spitzenknorpels gestattet (siehe *M. dilatator laryngis*).

Der Cricotrachealknorpel ist mit dem Arytaenoidknorpel einer jeden Seite vor allen Dingen durch die *Processus articulares* verbunden, die sich auf die äussere Fläche des Stellknorpels heraufschieben und syndesmotisch mit dem letzteren zusammenhängen. Gelenkhöhlen bestehen nicht. Zwischen den übrigen Abschnitten der *Pars cricoidea* des Cricotrachealknorpels und den Arytaenoidknorpeln bestehen keine festeren Verbindungen; die hauptsächlichste Verbindung wird hier durch die Schleimhaut hergestellt, die innen über beide Knorpel hinwegzieht. Die hinteren Ecken der Arytaenoidknorpel liegen der *Pars cricoidea* des Cricotrachealknorpels unmittelbar auf und sind in dieser Lage mehr fixirt als die vorderen, die entweder vor dem vorderen Querbügel der *Pars cricoidea* oder dorsal von demselben liegen, sich also verschieben können. Auf der Strecke zwischen beiden *Processus articulares* des Cricotrachealknorpels findet zwischen dem letzteren und der Basis des Arytaenoidknorpels keine unmittelbare Berührung statt; hier besteht ein grösserer, von der Schleimhaut überbrückter Zwischenraum. Der Cricotrachealknorpel umzieht mit seinem oberen Rande die Arytaenoidknorpelbasis.

In gewisser Beziehung zu der Cricoarytaenoidverbindung steht noch das *Ligamentum intercricoideum*. Dasselbe zieht quer von einer Seite zur anderen über die Arytaenoidknorpel hinweg. Seine beiden Enden sind an den *Processus articulares posteriores* des Cricotrachealknorpels befestigt und schliessen sich hier an das *Ligamentum hyocricoideum* an. Das *Ligamentum intercricoideum* ist breit und platt; seine dorsale Fläche dient dem *M. sphincter anterior* zum Ursprung, seine Unterfläche ist mit den Arytaenoidknorpeln nur lose verbunden, so dass diese unter dem Bande sich leicht verschieben können.

Was nun die Bewegungsmöglichkeiten der Knorpel des Laryngotrachealskeletes anlangt, so sind zwei Dinge aus einander zu halten: einmal die Beweglichkeit der Knorpel gegen einander, und ferner Gestaltveränderungen der Knorpel. Die Arytaenoidknorpel können um eine durch ihre vorderen und hinteren Enden gehende Achse gedreht werden, wodurch der Kehlkopfeingang

geöffnet resp. geschlossen wird. Die Bewegung erinnert etwas an das Auf- und Zuklappen der beiden Hälften einer Muschel; im Speciellen liegen freilich die Verhältnisse hinsichtlich der Bewegungsachse in beiden Fällen verschieden. Ausserdem können die Arytaenoidknorpel unter dem Einfluss von Muskeln in ihrem mittleren Theil (dessen Basis mit dem Ringknorpel nicht enger verbunden ist) stärker nach aussen ausgebogen werden, wodurch eine Erweiterung des *Aditus laryngis*, Erweiterung der *Rima glottidis* und (wegen der Annäherung beider Enden des Arytaenoidknorpels) Entspannung der Stimmbänder bewirkt wird. Die Elasticität des Knorpels sowie andere Muskeln führen wieder die Ausgangsform herbei. Dadurch, dass die *Cartilago apicalis* selbständig verschieblich ist, wird bei Oeffnung des *Aditus laryngis* dieser in seiner mittleren Partie am weitesten und erhält Rautenform. Auch eine über die mittlere Gleichgewichtsstellung hinausgehende Compression des *Aditus laryngis* ist möglich; sie wird bewirkt durch Muskeln, die die Arytaenoidknorpel eng an einander pressen, sie dabei abflachen und die Entfernung ihrer Enden entsprechend verlängern, wodurch die vorderen Enden hervorgetrieben werden. Damit ist gleichzeitig Spannung der Stimmbänder verbunden. Bei allen diesen Bewegungen machen die mittleren Theile der Arytaenoidknorpel die grössten Excursionen durch; sie sind dementsprechend auch die, die am schlaffsten (nur durch die Schleimhaut) mit dem Ringknorpel verbunden sind.

Verbindungen des Zungenbeinknorpels mit dem Laryngotrachealskelet. Wie schon gesagt, ist das Laryngotrachealskelet in der Gabel, die durch die *Processus postero-mediales* des Zungenbeinknorpels gebildet wird, gelegen, und hier thatsächlich aufgehängt. Dies wird besonders bewirkt durch die beiden *Ligamenta hyocricoidea* (*Annulo-thyroid ligaments*, Wilder). Das *Ligamentum hyo-cricoideum* jeder Seite entspringt schmal von der knorpligen Epiphyse des *Processus postero-medialis* des Zungenbeinknorpels, also genau da, wo der *M. petrohyoideus posterior III* ansetzt, und zieht, sich verbreiternd, quer einwärts gegen den Cricotrachealknorpel (Fig. 50). Hier befestigt sich die Hauptmasse des Bandes an der Aussenfläche des *Processus articularis posterior*; diese Fasern gehen zum Theil in das *Ligamentum intercricoideum* über. Andere Züge strahlen nach rückwärts hinter dem *Processus articularis posterior* an den Cricotrachealknorpel, gegen die *Spina oesophagea* hin. Durch die *Ligamenta hyo-cricoidea*, die sehr kräftig sind, wird das Laryngotrachealskelet, auch nach Lösung aller anderen Verbindungen, noch in seiner Lage erhalten. Eine Uebertragung des Muskelzuges vom *M. petrohyoideus posterior III* durch das Band auf das Laryngotrachealskelet ist anzunehmen. Die Kräftigkeit des Bandes findet wohl darin ihre Erklärung, dass bei der Contraction der *Mm. petrohyoidei* (Inspiration) nicht nur das Laryngotrachealskelet, sondern mit diesem der ganze umgebende Bezirk der Rachenwand vorgezogen werden muss. Ein Mal fand ich (bei einem brünstigen Männchen), dass der *M. petrohyoideus posterior III* sich mit seiner Insertion von der Epiphyse des *Processus postero-medialis* des Zungenbeines aus weit auf das *Ligamentum hyo-cricoideum* selbst fortsetzte. Bei *Rana fusca* fand sich dasselbe Verhalten wiederholt und ist vielleicht Regel. — Vor dem *Lig. hyo-cricoideum* besteht noch eine etwas ausgedehntere *Membrana hyo-cricoidea* (auf den Figuren nicht dargestellt).

Der Winkel, der durch Auseinanderweichen beider *Processus postero-mediales* des Zungenbeines entsteht, wird durch eine Membran eingenommen, die sich zwischen den Wurzeln der genannten Fortsätze ausspannt und eine hintere Befestigung an der Oberfläche beider Arytaenoidknorpel, in einiger Entfernung

hinter der vorderen Spitze derselben, findet. Sie sei als *Membrana hyo-arytaenoidea* bezeichnet. Ihre vordere Partie ist aus straffem Gewebe gebildet und dient als Ursprungsaponeurose für die *Mm. sphincteres anteriores*. Auch die Zwischensehne des *M. hyo-laryngeus* hängt mit ihr zusammen. Die hintere auf die Arytaenoidknorpel übertretende Partie der Membran besteht aus mehr lockerem Gewebe und gestattet so, dass die Arytaenoidknorpel sich unter der Membran etwas nach vorn und ventralwärts, resp. nach hinten und dorsalwärts verschieben können.

Muskulatur der Stimmlade.
(Kehlkopfmuskulatur.)

Muskulatur der Stimmlade.

Die Muskulatur in der Umgebung der *Pars laryngotrachealis* kann kurzweg als Kehlkopfmuskulatur bezeichnet werden, da sie durchaus zu dem vorderen, laryngealen Abschnitt der Stimmlade in Beziehung steht. Ihre Function ist zunächst die, den *Aditus laryngis* zu öffnen oder zu verschliessen, daneben öffnen und schliessen sie die *Rima glottidis* und entspannen oder spannen die Stimmlippen. Ihre Ursprünge nehmen die in Betracht kommenden Muskeln theils von dem Laryngotrachealskelet, theils von den *Processus postero-mediales* des Zungenbeinknorpels; als Ansätze dienen hauptsächlich die Stellknorpel und Spitzenknorpel, sowie die Stimmlippen, doch kommt auch Verbindung der einander entsprechenden Muskeln beider Seiten in einer medianen Raphe vor.

Jederseits sind vier Muskeln zu unterscheiden, von denen einer, der *M. dilatator laryngis*, ein Oeffner des *Aditus laryngis* und der *Rima glottidis*, sowie Entspanner der Stimmlippen ist, während die drei anderen, *M. hyo-laryngeus*, *M. sphincter anterior* und *M. sphincter posterior*, Schliessmuskeln des Kehlkopfeinganges darstellen, wozu für die beiden *Mm. sphincteres* noch Verengerung der *Rima glottidis* und Spannung der Stimmlippen als weitere Wirkung hinzukommt.

Die Wirkungen der Kehlkopfmuskeln auf den *Aditus laryngis*, die *Rima glottidis* und die Stimmlippen combiniren sich in verschiedener Weise. Während des Respirationsactes werden der *Aditus laryngis* sowie die Stimmritze erweitert, die Stimmlippen entspannt. Dagegen findet beim Schreien Verengerung der Stimmritze und Spannung der Stimmlippen bei gleichzeitiger Oeffnung des *Aditus laryngis* statt. Die Oeffnung des *Aditus laryngis* ist durchaus ein muskulärer Vorgang. Heinemann constatirte, dass nach Durchschneidung der *Nn. laryngei longi* und der *Nn. intestinales* unter dem Abgange jener ein Eintritt von Luft in die Lungen, wegen Lähmung der Kehlkopfmuskeln, nicht stattfinden kann. Contejean beobachtete ausserdem, dass bei vagotomirten Fröschen bei jeder Athembewegung Luft in den Magen gepresst wird (in Folge gleichzeitiger Lähmung der Oesophagusverengerer). Diese Versuchsergebnisse zeigen

schon an, dass die Elasticität der Arytaenoidknorpel eine von Muskelkräften unabhängige Schlussstellung des *Aditus laryngis* bedingt. In der That hat auch das Experiment (Heinemann) ergeben, dass nach Durchschneidung aller Schliessmuskeln bei der Respiration noch normaler Schluss des *Aditus laryngis* stattfindet. Somit kommen die Schliessmuskeln des Kehlkopfes bei der gewöhnlichen Respiration kaum in Betracht. Dagegen sind sie bei der Stimmerzeugung zur Spannung der Stimmlippen und zum Schluss der *Rima glottidis* (bei geöffnetem Aditus) von grosser Wichtigkeit.

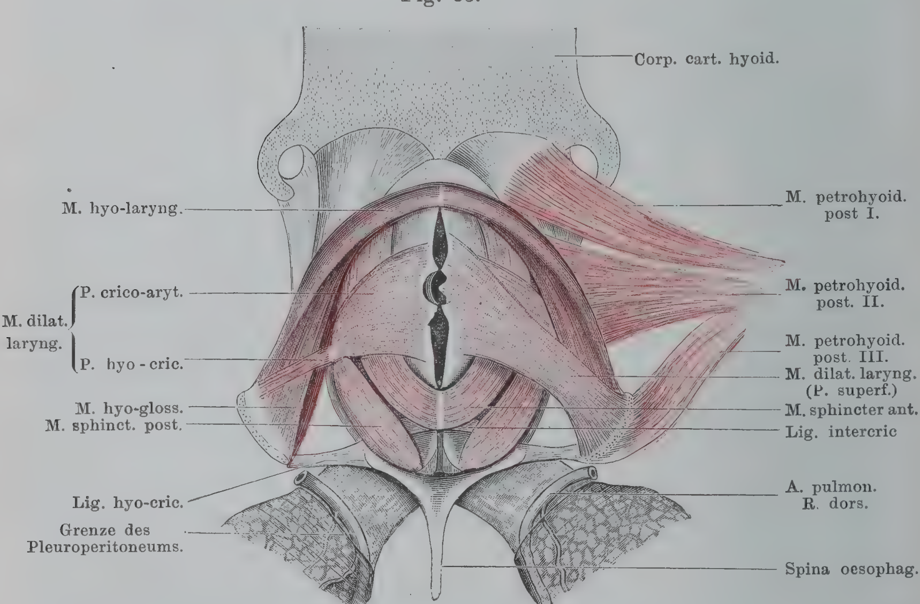
1. M. dilatator laryngis.

1. *M. dilatator laryngis.*

(*M. dilatator aditus laryngis*, Henle. *M. dilatator laryngis*, Göppert.)

Der *M. dilatator laryngis* besteht aus zwei Portionen, einer oberflächlichen und einer tiefen. Die oberflächliche Portion, dicht unter der Schleimhaut der Mundrachenhöhle gelagert, ist einheitlich;

Fig. 53.



Kehlkopfmuskeln, von der Dorsalseite. Linkerseits ist die oberflächliche Portion des M. dilatator laryngis entfernt, um die tiefe Portion dieses Muskels frei zu legen. Vergrössert sechsfach.

sie entspringt von dem knorpligen Ende des *Processus postero-medialis* des Zungenbeinknorpels und setzt hauptsächlich am oberen Rande des Arytaenoidknorpels, in der Umgebung der *Incisura apicalis* an. Einige Fasern gehen an die *Cartilago apicalis*, und noch andere, und zwar oberflächlich gelagerte, finden ihr Ende an einem Sehnenblatt, das sich vom Arytaenoid- und Apicalknorpel aus eine Strecke weit

auf die Oberfläche des Muskels heraufschiebt. Von diesem Sehnenblatt strahlen dann wieder festere Bindegewebsbündel in die Schleimhaut, die den *Aditus laryngis* begrenzt, aus. Die tiefe Portion wird durch den *Processus muscularis* des Cricotrachealknorpels in zwei Hälften zerlegt, eine laterale *Pars hyo-cricoidea* und eine mediale *Pars crico-arytaenoidea.* — Die schwache *Pars hyo-cricoidea* entspringt, bedeckt von der *Portio superficialis* des Dilatator, an der knorpligen Epiphyse des *Processus postero-medialis* und zieht schräg ein- und vorwärts zum *Processus muscularis* des Cricotrachealknorpels. Hier geht sie durch eine Zwischensehne, die mit dem genannten Fortsatz zusammenhängt, in die mediale *Pars crico-arytaenoidea* über. Diese, sehr viel kräftiger als die laterale Hälfte, verbreitert sich fächerförmig, indem sie gegen den oberen Rand des Arytaenoidknorpels aufsteigt und setzt an letzterem, bedeckt von der *Portio superficialis*, an. Sie bedeckt die beiden *Mm. sphincteres laryngis.* Die tiefen Fasern dieser Portion besitzen interessante Beziehungen zu der Stimmlippe. Sie befestigen sich nämlich mit ihrem ventralen Ende an einer Sehne, die mit dem *Processus muscularis* des Cricoidknorpels zwar zusammenhängt, im Uebrigen aber zwischen dem Cricoid- und dem Arytaenoidknorpel hindurch nach abwärts und einwärts verläuft, um in die Stimmlippe entsprechend dem *Frenulum labii vocalis* einzustrahlen. Dieser Sehne ist medial von der Basis des Arytaenoidknorpels die *Cartilago basalis* eingelagert, doch strahlen einige Fasern, auch ohne durch den Basalknorpel unterbrochen zu werden, in die Stimmlippe ein.

Dieses eigenthümliche Verhalten, das einen Theil des *M. dilatator laryngis* zu einem *M. ary-labialis* macht, scheint bisher nicht bekannt gewesen zu sein; die Theilung der tiefen Portion in eine laterale und eine mediale Hälfte ist dagegen schon von Wilder beschrieben worden.

Innervation. Der *M. dilatator laryngis* erhält Nerven von zwei Quellen. Nahe dem *Processus postero-medialis* des Zungenbeines tritt ein kräftiger Ast (der Haupttheil) des *N. laryngeus brevis* von der Ventralseite her in den Muskel. Ausserdem aber kommt von vorn und dorsal her ein ebenfalls nicht unbeträchtlicher Ast des *R. lateralis* des *N. laryngeus longus* und tritt in die mediale Hälfte der tiefen Portion des Muskels ein. Ich habe diesen Ast stets gefunden, so oft ich ihn suchte, und glaube nicht, dass eine Täuschung vorliegt. Auch Heinemann ist auf Grund seiner Reizungsversuche zu dem Schluss gekommen, dass der *N. laryngeus longus* (*N. laryngeus superior*, Heinemann) hauptsächlich die Compressoren des Kehlkopfeinganges versorge, „aber auch Aeste zu den Dilatatoren“ abgebe. Mit Rücksicht auf die später zu erwähnende Genese des *M. dilatator* erfordert die Nervenversorgung von zwei verschiedenen Quellen aus besondere Beachtung.

Wirkung. Erweitert vor Allem den *Aditus laryngis* durch Drehung des Arytaenoidknorpels, Vermehrung seiner Wölbung und Seitwärtsbewegung des Spitzenknorpels. Heinemann fand bei localer Faradisation beider *Mm. dilatatores* Oeffnung des *Aditus laryngis*, wobei letzterer meist die Form eines Rhombus annimmt, dessen Querachse durch die *Incisurae apicales* geht. Seltener hat der Aditus die Form eines gleichschenkligen Dreiecks, dessen Basis durch den mittleren Theil der in einander übergehenden *Mm. hyo-laryngei* gebildet wird, und dessen gleiche Schenkel namentlich in der Mitte etwas nach aussen gebogen sind. Die Stimmritze wird gleichzeitig mit der Oeffnung des *Aditus laryngis* weiter, namentlich in ihrem mittleren Theile. Heinemann führt dies auf die stärkere Ausbiegung der Arytaenoidknorpel zurück; das oben geschilderte Verhalten der tiefen Portion des *M. dilatator laryngis* lässt es aber als eine viel unmittelbarere Muskelwirkung erkennen. Für einen Theil der Fasern des *M. dilatator* wird die Befestigung am Arytaenoidknorpel das *Punctum fixum* bilden, und die Contraction des Muskels wird die mittlere Partie des Stimmbandes nach aussen ziehen, da hier die um den unteren Rand des Arytaenoidknorpels wie um eine Rolle herumgeschlagene oben geschilderte Sehne einstrahlt. Heinemann's directe Beobachtung, dass die Stimmritze besonders in ihrem mittleren Theile weiter wird, bestätigt das Resultat der theoretischen Erwägung vollkommen. Die Art der Stimmritzenerweiterung steht in Einklang mit dem Verhalten des Stimmbandes, das vorn und hinten eine feste Einlagerung besitzt, in der Mitte aber am weichsten ist. — Die Annäherung beider Enden der Arytaenoidknorpel (in Folge der stärkeren Ausbiegung der letzteren) muss zugleich Entspannung der Stimmbänder zur Folge haben. Nach Aufhören der Reizung springen die Knorpel vermöge ihrer Elasticität in die frühere Lage zurück. — Contraction der Dilatatoren bei erschlafften Compressoren (in den Phasen der Respiration) wird somit Oeffnung des *Aditus laryngis*, Erweiterung der *Rima glottidis* und Entspannung der Stimmbänder bewirken; Dilatatorencontraction mit gleichzeitiger Contraction der Compressoren wird dagegen (bei der Stimmerzeugung) Abflachung der Arytaenoidknorpel und damit Verengerung der *Rima glottidis* und Spannung der Stimmbänder erzeugen, ohne dass dadurch die Drehung der Arytaenoidknorpel sowie die Verschiebung der Apicalknorpel, und damit die Erweiterung des *Aditus laryngis* verhindert würde.

2. M. hyo-laryngeus.

2. *M. hyo-laryngeus.*

(*M. constrictor aditus laryngis*, Henle. *M. hyo-laryngeus*, Göppert.)

Der *M. hyo-laryngeus* entspringt vom dorsalen Umfang des knöchernen *Processus postero-medialis* des Zungenbeinknorpels, in grosser Ausdehnung (das Ursprungsfeld beginnt nahe vor der knorpligen Epiphyse), und bildet einen kräftigen Muskelbauch, der sich mit dem der anderen Seite vor dem *Aditus laryngis* durch eine Zwischensehne vereinigt. Dies geschieht in dem Winkel, den die beiden *Processus postero-mediales* des Zungenbeinknorpels mit einander bilden. Beide Muskeln umfassen somit die Stellknorpel von der Seite und von vorn her und decken mit ihrer Zwischensehne noch den vordersten Theil der Spalte zwischen den proximalen Rändern beider Arytaenoid-

knorpel. Jeder Muskel bildet ein dickes Band, das eine Kante ventralwärts, die andere dorsalwärts kehrt. Die ventrale Kante der Zwischensehne hängt mit der *Membrana hyo-arytaenoidea* zusammen. Dem *M. sphincter anterior* liegt der *M. hyo-laryngeus* nur lose auf.

Innervation. *R. lateralis* des *N. laryngeus longus.*
Wirkung. Verengt den Kehlkopfeingang.

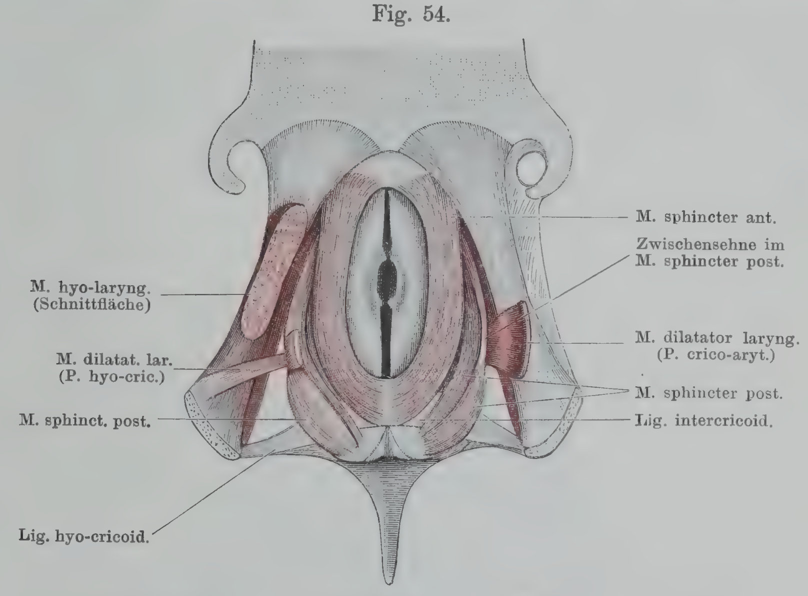
3. *M. sphincter anterior.*

3. M. sphincter anterior.

(Erster Compressor der Stimmlade, Henle. *M. sphincter anterior*, Göppert.)

Der *M. sphincter anterior* jeder Seite liegt der äusseren Oberfläche des Stellknorpels auf und umzieht diese mit longitudinalem

Fig. 54.



Kehlkopfmuskeln von Rana esculenta, von der Dorsalseite. Tiefe Schicht.

Verlaufe. Sein Ursprung liegt vorn, in dem Winkel zwischen beiden *Processus postero-mediales* des Zungenbeinknorpels. Hier befestigt sich ein Theil der Fasern am medialen Rande des genannten Fortsatzes selbst, ein anderer, grösserer Theil der Fasern aber kommt von der *Membrana hyo-arytaenoidea* (s. oben S. 177). Die Muskelfasern ziehen in longitudinalem Verlaufe nach rückwärts, dem Stellknorpel aufliegend. Das hintere Ende des Muskels befestigt sich auf der Oberfläche des *Ligamentum intercricoideum*; die oberflächlichen und medialen Fasern der beiderseitigen Muskeln gehen auch durch eine Zwischensehne in einander über. Hin und wieder kommt ein

accessorisches Bündel vor, das vom *Processus muscularis* des Cricotrachealknorpels entspringt und nach rückwärts ziehend sich auf dem *Ligamentum intercricoideum* befestigt. Constant ist diese (Theil II, S. 155 erwähnte) Cricoidportion des *M. sphincter anterior* aber nicht.

Innervation. *R. lateralis* des *N. laryngeus longus.* Auch vom *R. medialis* des *N. laryngeus longus* dringen gewöhnlich Aestchen in den Muskel.

Wirkung. Der Muskel verengt resp. verschliesst den *Aditus laryngis* und die *Rima glottidis*, streckt die Arytaenoidknorpel und spannt damit die Stimmlippen. Auch wird er die Arytaenoidknorpel im Ganzen nach vorn zu ziehen vermögen.

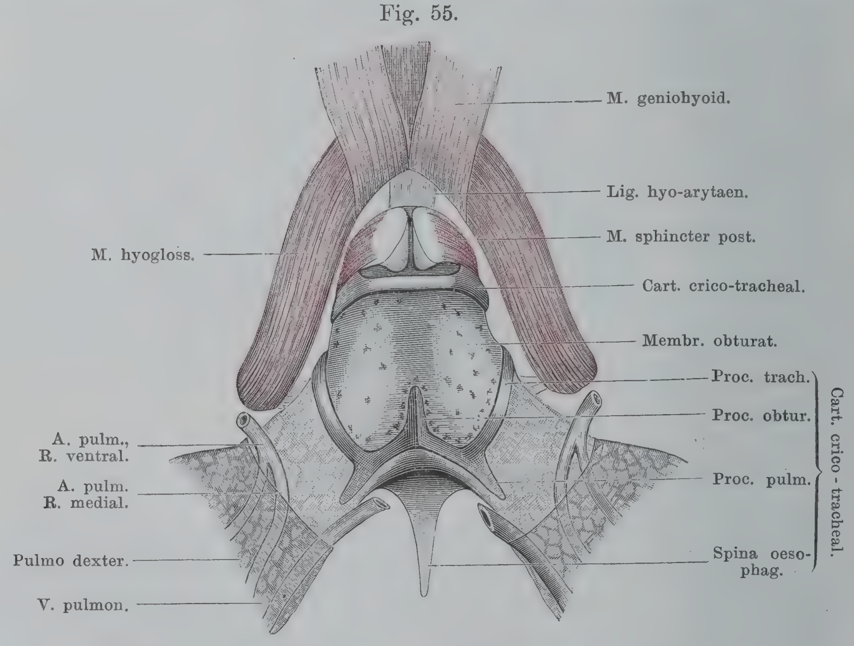
4. M. sphincter posterior.

4. *M. sphincter posterior.*

(Zweiter Compressor der Stimmlade, Henle. *M. sphincter posterior*, Göppert.)

Der *M. sphincter posterior* lässt, ähnlich dem *M. dilatator laryngis*, eine ungetheilte und eine getheilte Portion unterscheiden. Beide

Fig. 55.



Saccus laryngotrachealis von der Ventralseite. Vergrössert sechsmal.

Portionen haben gemeinsame Befestigungsstellen an ihren Enden. Die hintere Befestigungsstelle liegt an der Aussenfläche des hinteren Endes des Arytaenoidknorpels, in kurzer Entfernung von der Mittellinie, die vordere an der vorderen Ecke dieses Knorpels, ebenfalls in einiger Entfernung von der Mittellinie. Entsprechend der Lagerung

des Arytaenoidknorpels liegt das vordere Ende des Muskels zugleich mehr ventral, unterhalb der *Membrana hyo-arytaenoidea*, durch die es bei Betrachtung von der Dorsalseite her verdeckt wird. Das hintere Ende liegt mehr dorsal. Die ungetheilte Portion bildet den medialen Theil des *M. sphincter posterior* und wird durch Fasern hergestellt, die die genannten Endpunkte in longitudinalem Verlaufe verbinden. Die lateralen Muskelfasern erfahren eine Unterbrechung in der Gegend des *Processus muscularis* des Cricotrachealknorpels. An demselben Sehnenblatt, das mit dem genannten Fortsatz zusammenhängt, und von dem auch die *Pars crico-arytaenoidea* des *M. dilatator laryngis* entspringt, setzen sich auch die von vorn und von hinten kommenden Fasern der lateralen Portion des *M. sphincter posterior* an. Und zwar ist dies am deutlichsten an der medialen Fläche des genannten Sehnenblattes, wo sich meist eine besondere längliche Zwischensehne des *M. sphincter posterior* bemerkbar macht (Fig. 54). Derselbe ist aber untrennbar mit der übrigen sehnigen Platte verbunden. — Während so die mediale Portion des *Sphincter posterior* einen *M. arytaenoideus proprius* repräsentirt, ist die laterale Portion in einen *M. crico-arytaenoideus anterior* und einen *M. crico-arytaenoideus posterior* zerlegt. Der ungetheilte Antheil des Muskels ist schwächer als der getheilte.

Innervation. *N. laryngeus longus*, *R. medialis* und *R. lateralis.*

Wirkung. Die Wirkung der ungetheilten Portion des Muskels sich klar zu machen, ist nicht leicht, da beide Muskelenden an einem und demselben Knorpel ansetzen. Bedenkt man aber, dass die Fasern dieser Portion im Bogen um die Aussenfläche des Arytaenoidknorpels herumgelegt sind, so wird es verständlich, dass eine Contraction der Fasern eine Abflachung dieses Bogens, d. h. eine Streckung des Arytaenoidknorpels, zur Folge haben kann, trotzdem dabei der geradlinige Abstand zwischen dem vorderen und dem hinteren Ende des Arytaenoidknorpels vergrössert wird. Die beiden Hälften der getheilten Portion werden ebenfalls dazu beitragen, den Arytaenoidknorpel abzuflachen, den *Aditus laryngis* sowie die *Rima glottidis* zu verengern und die Stimmlippen zu spannen. Hierbei wird einmal der auf die beiden Enden des Arytaenoidknorpels ausgeübte Zug in Betracht kommen, der den Stellknorpel abflachen und die Stimmlippe spannen muss, andererseits auch der Zug auf die erwähnte Sehnenplatte, die in die Stimmlippe einstrahlt, und die durch den *M. sphincter posterior* medialwärts gezogen werden muss, wodurch die stimmritzenerweiternde Wirkung des *M. dilatator* aufgehoben wird.

Die Wirkung der einzelnen Constrictoren ist von Heinemann nicht genauer specialisirt worden. Heinemann findet, dass bei Reizung zweier gleichnamiger von ihnen die Stellknorpel einander genähert, und ihre vorderen Ecken hervorgetrieben werden, bei gleichzeitigem Schluss der Stimmritze. Ferner

wird durch die Thätigkeit der Constrictoren die Convexität der Arytaenoidknorpel ausgeglichen, dadurch die Entfernung der vorderen Ecken von den hinteren vergrössert, und die Stimmlippen gespannt.

Was die Reizung der Nerven anlangt, die Heinemann auch ausführte, so erfolgt, wenn gleichzeitig die *Nn. laryngei longi* und die *Rr. intestinales* der *Nn. vagi* unter dem Abgange derselben gereizt werden, immer Schluss der Stimmritze. Der Stimmladeneingang bleibt zum grössten Theil geschlossen und wird nur in der Mitte öfters ein wenig geöffnet. Dies ist so zu erklären, dass auch bei starker Zusammenpressung der Arytaenoidknorpel durch die Schliessmuskeln doch ihre oberen Ränder durch die Dilatatoren etwas nach aussen umgebogen (und die Arytaenoidknorpel gedreht?) werden können, vor Allem aber die *Cartilago apicalis* nach aussen rücken kann. Reizung der *Nn. laryngei longi* allein hat Schluss der Stimmritze zur Folge, meistens bleibt auch der Aditus völlig geschlossen, zuweilen wird er in seinem mittleren Theil etwas geöffnet. Reizt man dagegen die Eingeweideäste unter dem Abgange der *Nn. laryngei longi*, so erfolgt ausnahmslos Oeffnung des Aditus mit Erweiterung der Stimmritze. Danach gehen also die *Nn. laryngei breves* allein zu den Dilatatoren, während von den *Nn. laryngei longi* ausser den Aesten zu den Schliessmuskeln, auch Aeste in die Dilatatoren abgehen müssen.

Zur Entwickelungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Kehlkopfmuskeln.

Zur Entwickelungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Kehlkopfmuskeln.

Die Entwickelung und vergleichende Morphologie der Kehlkopfmuskeln bei den Amphibien ist von Göppert und Wilder speciell behandelt worden. Beide leiten die genannten Muskeln von Kiemenmuskeln der Fische ab, entsprechend der Auffassung, dass die *Cartilago lateralis* niederer Urodelen einen fünften Kiemenbogen repräsentirt (s. S. 174). Der *M. dilatator laryngis* ist phylogenetisch abzuleiten von einem *M. dorso-pharyngeus* niederer Urodelen, der seinerseits als in die Reihe der *Mm. levatores arcuum branchialium* gehörig zu betrachten ist. In der Reihe der Amphibien verliert der Muskel allmählich seine Beziehungen zum Pharynx und bei den Anuren tritt er ausschliesslich in den Dienst des Kehlkopfes. Auch bei jungen Anurenlarven besitzt er noch einen anderen Verlauf als beim umgebildeten Thiere, und damit den Charakter eines *Constrictor pharyngis*. Diesen Charakter verliert er erst dadurch, dass sein anfangs mehr dorsal im Bindegewebe liegender Ursprung ventralwärts rückt. Die Befestigung am *Processus postero-medialis* des Zungenbeines erlangt der Muskel erst bei der Metamorphose, wenn sich der genannte Fortsatz ausbildet. Nach Wilder wird dabei der ursprünglich einheitliche Muskel in zwei Theile zerlegt, den *M. petrohyoideus posterior III* und den *M. dilatator laryngis*. Beide Muskeln gehören somit genetisch zusammen. Die Theilung der tiefen Partieen des *M. dilatator* in zwei Theile, einen lateralen und einen medialen, wird durch die Ausbildung des *Processus muscularis* des Cricotrachealknorpels bewirkt.

In Bezug auf die Kehlkopfverengerer gehen die Ansichten von Göppert und Wilder etwas aus einander. Wilder leitet alle drei von einem einfachen paarigen larvalen Sphincter ab, während Göppert diese Herkunft nur für den *M. sphincter anterior* und den *M. sphincter posterior* annimmt. Den *M. hyo-laryngeus* fasst Göppert als einen besonderen Muskel auf, zurückführbar auf einen *M. hyo-pharyngeus* der Urodelen, der in das System der *Mm. constrictores arcuum branchialium* gehört. Was die Bedeutung jenes larvalen

Sphincter anlangt, so ist derselbe abzuleiten von *Mm. laryngei*, die als *M. laryngeus ventralis* und *M. laryngeus dorsalis* jederseits vom Anfang des Luftweges bei niederen Urodelen vorhanden sind. Diese *Mm. laryngei* wieder werden zurückgeführt auf einen *M. interarcualis ventralis* des fünften Kiemenbogens (*M. pharyngo-branchialis* des fünften Kiemenbogens Wilder). — Nach Göppert kämen somit drei, nach Wilder nur zwei frühere Kiemenmuskeln als Ausgangsbildungen für die Kehlkopfmuskeln der Anuren, speciell des Frosches, in Frage.

Binnenraum und Schleimhaut der Stimmlade.

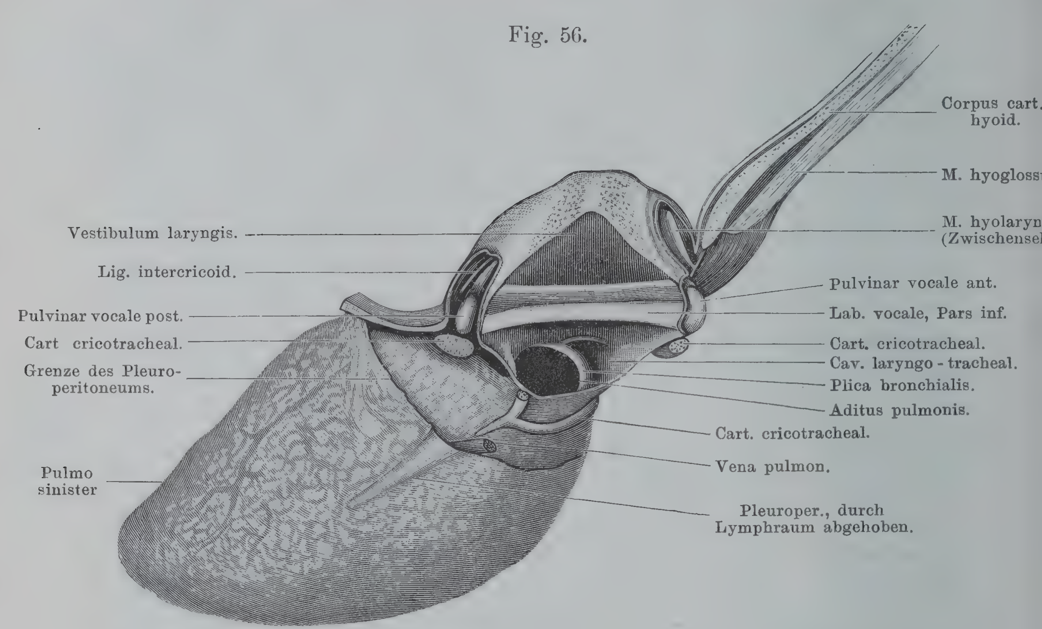
Binnenraum und Schleimhaut der Stimmlade.

Der Binnenraum der Stimmlade wird durch die Stimmlippen in zwei Abschnitte getheilt, einen proximalen, das *Vestibulum laryngis*, und einen distalen, das eigentliche *Cavum laryngotracheale*, die beide unter einander durch die zwischen den Stimmlippen gelegene Stimmritze (*Rima glottidis*) communiciren. Entsprechend der Lage der Stimmlippen liegt bei *Rana esculenta* das *Vestibulum laryngis* vor und dorsal von dem *Cavum laryngo-tracheale*; bei *Rana fusca* liegen beide Räume ausgesprochener hinter einander. Denn die Stimmlippen sind im Wesentlichen zwischen beiden Enden der Arytaenoidknorpel ausgespannt; ihre longitudinale Achse läuft somit bei *Rana esculenta* von dorsal und caudal nach ventral und vorn, bei *Rana fusca* ausgesprochener in dorso-ventraler Richtung.

Der Schilderung der Räumlichkeiten hat eine solche des Stimmapparates oder der Glottis vorauszugehen. Der Stimmapparat besteht aus den beiden Stimmlippen (*Labia vocalia*), zwischen denen die *Rima glottidis* liegt. Die Stimmlippe jeder Seite stellt eine hohe von Schleimhaut überzogene leistenartige Bildung dar, die aussen der Innenfläche des Arytaenoidknorpels ansitzt und in den Raum des *Saccus laryngo-trachealis* vorspringt. Man kann an der Stimmlippe unterscheiden: 1. die am Arytaenoidknorpel angeheftete *Pars basalis* und 2. die *Pars marginalis*, die den freien Rand der Stimmlippe bildet und die *Rima glottidis* begrenzt. Die *Pars marginalis* bildet aber nicht eine scharfe dünne Kante, sondern erscheint, vom Innenraum her betrachtet, als eine verhältnissmässig breite Platte, die sich von der hinteren zu der vorderen Ecke des Arytaenoidknorpels (hauptsächlich zwischen beiden *Pulvinaria vocalia*, die den Arytaenoidknorpel ergänzen) ausspannt und eine Fläche medianwärts kehrt (Fig. 56). Diese Fläche, die die *Rima glottidis* unmittelbar begrenzt, wird durch einen *Sulcus longitudinalis* in eine obere und eine untere Hälfte (*Pars superior* und *Pars inferior*) getheilt. (Dabei wird von einer Stellung des Kehlkopfes ausgegangen, wo der *Aditus*

laryngis direct aufwärts blickt.) Die freien Ränder der *Pars marginalis* verlaufen nicht geradlinig, sondern sind in ihrem mittleren Abschnitt concav (der untere Rand, bei *Rana esculenta*, in etwas höherem Grade als der obere); daher ist die *Pars marginalis* der Stimmlippe in der Mitte am schmalsten und verbreitert sich nach beiden Enden hin. (Bei *Rana fusca* ist die Breite der *Pars marginalis* viel be-

Fig. 56.



Sagittalschnitt durch die Stimmlade, linke Seite, in Verbindung mit der linken Lunge. Medialansicht. Der Schnitt ist im Wesentlichen ein Medianschnitt, und weicht nur hinten etwas nach links ab (daher ist die Spina oesophagea nicht getroffen). Von Rana esculenta, sechsmal vergrössert. Die linke Lunge befand sich in contrahirtem Zustande.

trächtlicher als bei *Rana esculenta.*) Die untere Hälfte der *Pars marginalis* beginnt vorn wie hinten an einem *Pulvinar vocale*, die obere Hälfte nimmt ihren Anfang am Arytaenoidknorpel selber (Fig. 56). Die beiden freien Ränder der *Pars marginalis* verhalten sich verschieden: der obere ist zugeschärft, der untere in seiner vorderen und hinteren Hälfte abgerundet, und nur in der Mitte der Länge etwas zugeschärft. Dies liegt daran, dass dem unteren Rande das eigenthümlich gestaltete *Ligamentum vocale* eingelagert ist. — Die *Pars basalis* der Stimmlippe ist eine dünne Platte, die der Innenfläche des Arytaenoidknorpels ansitzt. Sie kehrt eine Fläche nach oben (proximalwärts, gegen den *Aditus laryngis*), und die andere nach unten (distalwärts, gegen das *Cavum laryngo-tracheale* hin). In Folge

der Krümmung, die der Arytaenoidknorpel in longitudinaler Richtung zeigt, ist die *Pars basalis* vorn und hinten am schmalsten, und in der Mitte am breitesten. Ihre Ursprungslinie an der Innenfläche des Arytaenoidknorpels läuft zudem nicht in gerader Linie, sondern gebogen: sie erreicht in der Mitte der Länge des Arytaenoidknorpels die Basis desselben, steigt aber von hier aus nach vorn wie nach hinten auf. Die obere Fläche der *Pars basalis* ist glatt und zeigt keine weiteren Besonderheiten, die untere dagegen wird durch eine quer verlaufende Schleimhautfalte in eine vordere und eine hintere Hälfte getheilt. Diese Schleimhautfalte, die als *Frenulum labii vocalis* bezeichnet werden kann, beginnt an der Basis des Arytaenoidknorpels und zieht bis zum freien unteren Rande der *Pars marginalis.* Ihrem lateralen Anfang am Arytaenoidknorpel ist die *Cartilago basalis* eingelagert.

Die Linie, in der die *Pars basalis* und die *Pars marginalis* des Stimmbandes zusammenstossen, verläuft in ihrer Totalität etwa entsprechend der Ursprungslinie der *Pars basalis* am Arytaenoidknorpel, also mit einer in der Mitte der Länge distalwärts convexen Krümmung. Nur in der Mitte der Stimmlippe entspricht sie dem *Sulcus longitudinalis*; vorn wie hinten steigt sie gegen den oberen Rand der *Pars marginalis* auf. Der ganze untere Rand der *Pars marginalis* ist somit frei und in seiner vorderen und hinteren Hälfte meist etwas lateralwärts umgerollt; der obere Rand ist dagegen nur in seiner Mitte frei, vorn wie hinten aber biegt er unmittelbar in die hier sehr schmale *Pars basalis* um. Der Querschnitt des *Labium vocale* ist in der Mitte etwa hammerförmig, vorn wie hinten aber erinnert er an den einer menschlichen Nasenmuschel: das Stimmband erscheint als eine von der Innenfläche des Arytaenoidknorpels herabhängende Falte, deren freier Rand nach aussen umgerollt ist. Proximal wie distal von der *Pars basalis* des Stimmbandes finden sich, dem Gesagten zufolge, Taschen, die lateral durch den Arytaenoidknorpel, medial durch die *Pars marginalis* des Stimmbandes begrenzt sind. Die *Fossa supralabialis* ist einheitlich, aber klein, und verflacht sich nach vorn und hinten hin; die *Fossa infralabialis* wird durch das *Frenulum labii vocalis* in eine vordere und eine hintere Hälfte getheilt, die beide eine beträchtliche, namentlich nach den beiden Enden hin bedeutende Tiefe besitzen.

Wie bei der Anatomie des *M. dilatator laryngis* erwähnt wurde, strahlt entsprechend dem *Frenulum labii vocalis* eine Sehne, an der der *M. dilatator* an-

setzt, in die Stimmlippe ein. Die Contraction wird somit den mittleren Theil der Stimmlippe nach aussen ziehen und damit die *Rima glottidis* erweitern. Wirkt der *M. dilatator* nicht, so wird die aus der Lunge ausströmende Luft sich in der vorderen und hinteren *Fossa infralabialis* fangen, und diese Taschen aufblähen. Der freie untere Rand der Stimmlippe rollt sich dann nach einwärts, indem er sich erhebt. Henle, der hierauf schon aufmerksam machte, fügt hinzu, es sei wahrscheinlich, dass bei den Anuren auch ohne Spannung der Stimmlippe, nur durch veränderte Lage des Giessbeckenknorpels, eine Stimme erzeugt werden kann, wenn die aus der Lunge ausströmende Luft von der unteren Tasche aufgefangen wird.

Das *Vestibulum laryngis* besitzt die Form eines Zeltes, dessen Basis durch den Längsspalt der *Rima glottidis* in zwei Hälften zerlegt, und dessen Kuppel durch eine ebenfalls longitudinale Spalte, den *Aditus laryngis*, tief eingeschnitten ist. Die Spitze einer jeden Zelthälfte wird durch die Lage der *Cartilago apicalis* bezeichnet, die Basis bildet die Stimmlippe, und die Seitenwand erhält ihre Grundlage durch die Arytaenoidknorpel.

Das eigentliche *Cavum laryngo-tracheale* ist die geräumigere Abtheilung und vor allen Dingen dadurch wichtig, dass in ihr sich die Oeffnungen der Lungensäcke finden. Die Wandungen dieses Raumes sind dünn und erhalten nur eine sehr lückenhafte Stütze durch die Knorpel des Laryngotrachealskelettes. Vorn oben bilden die Stimmlippen die Begrenzung, die beiden Seitenwände sowie der nach vorn und ventralwärts gekehrte Boden gehen in einander über und werden durch die *Membrana obturatoria* hergestellt. Die oberen Theile der Seitenwände stützen noch die Arytaenoidknorpel; die *Membrana obturatoria* erhält ihre Stütze von dem knorpligen Rahmen, in dem sie ausgespannt ist (s. S. 172) und ausserdem nur noch hinten in der Mittellinie eine Verstärkung durch den *Processus obturatorius* der *Pars trachealis* des Cricotrachealknorpels. Die caudale Wand ist normaler Weise ohne Knorpelstütze, sie spannt sich zwischen dem Querbügel der *Pars trachealis* des Cricotrachealknorpels und dem hinteren Theil der *Pars cricoidea* desselben Knorpels aus. In den seitlichen Abschnitten der Hinterwand liegen die Oeffnungen der Lungensäcke (*Aditus pulmonum*). Eine jede Oeffnung ist etwa kreisrund und blickt nach vorn und medialwärts. Ihr lateraler (zugleich vorderer), sowie ihr dorsaler und ventraler Rand werden von einer scharf vorspringenden Schleimhautfalte umgeben, die als *Plica bronchialis* (Fig. 56) bezeichnet werden mag. Der mediale Umfang läuft auf den schmalen mittleren Theil der Hinterwand aus, der meist gegen das Lumen des *Cavum laryngo-tracheale* eingefaltet ist, und

kielartig in dieses hinein vorspringt. Der laterale und ventrale Umfang des *Aditus pulmonis* erhalten eine Stütze durch die *Pars trachealis* des Cricotrachealknorpels.

An der Seitenwand des *Cavum laryngo-tracheale* macht sich die Basis des Arytaenoidknorpels als ein mehr oder minder tief hineinragender Wulst, der noch durch den hier gelagerten Basalknorpel verstärkt wird, bemerkbar. Ferner ist meistens eine schmale Schleimhautfalte vorhanden, die vom oberen Umfang des *Aditus pulmonis* aus an der lateralen Wand des *Cavum laryngo-tracheale* nach vorn zieht (Fig. 56). Ob das die Bildung ist, die Henle als *Ligamentum vocale infimum* bezeichnet, ist mir nicht ganz klar geworden. Exemplare von Bufo, bei der das „unterste Stimmband" besonders gut ausgebildet ist (nach Henle), standen mir augenblicklich nicht zur Verfügung.

Was das Aussehen der Schleimhaut an den einzelnen Abschnitten anlangt, so erweist sie sich am *Aditus laryngis* als sehr dick und gewulstet, an der Innenfläche des Arytaenoidknorpels im *Vestibulum laryngis* als dünn, und glatt dem Knorpel anliegend. Eine glatte Oberfläche bietet auch die Stimmlippe, dagegen ist die Schleimhaut am Uebergang der Stimmlippe in die Seitenwand des *Cavum laryngo-tracheale* wieder mehr gewulstet. Im Gebiete der *Membrana obturatoria* ist sie dünn und ziemlich fest mit der bindegewebigen Grundlage der Membran verbunden. Vielfach ist die Schleimhaut pigmentirt. Ganz besonders gilt das von dem *Aditus laryngis*, jedoch mit Ausnahme des mittelsten kleinen Feldes, das dem Spitzenknorpel entspricht.

Besonders hervorgehoben sei noch, dass die longitudinale Ausdehnung des von Schleimhaut begrenzten *Aditus laryngis* sehr viel geringer ist, als den freien Abschnitten der Ränder der Arytaenoidknorpel entspricht (d. h. den Abschnitten zwischen der vorderen und hinteren Syndesmose). Vorn wie hinten wird also ein Theil des Zwischenraumes zwischen den Stellknorpelrändern noch von der Schleimhaut überbrückt. Besonders ist dies hinten der Fall, wo ja auch das *Ligamentum intercricoideum* vor der hinteren Syndesmose über die Arytaenoidknorpelränder hinwegzieht.

Histologischer Bau der Schleimhaut.

Histologischer Bau der Schleimhaut. Zu unterscheiden sind das Epithel und die *Tunica propria* der Schleimhaut.

Das Epithel ist an den verschiedenen Abschnitten verschieden gestaltet. Der *Aditus laryngis* wird noch von hohem cylindrischem Flimmerepithel begrenzt; zwischen den Basen der hohen Zellen liegen kleine rundliche Elemente. Dieses Flimmerepithel flacht sich auf der Innenfläche des Arytaenoidknorpels immer mehr ab, die Flimmern werden niedriger. Da, wo der Schleimhautwulst des *Aditus laryngis* in die glatte Schleimhaut auf der Arytaenoidknorpel-Innenfläche übergeht, finden sich zwischen den Flimmerzellen auch Schleimzellen und selbst spärliche mit Schleimzellen ausgekleidete Krypten. Ganz anders ist der Charakter des Epithels auf der Stimmlippe, wenigstens in der Mitte der Länge derselben. Die Dorsalfläche der *Pars basalis* wird bekleidet von niedrigem flimmerlosem Epithel, das zweischichtig erscheint. Besonders niedrig sind die Zellen am oberen Rande der Stimmlippe. Gegen den *Sulcus longitudinalis* hin werden sie wieder höher, und an der der *Rima glottidis* zugekehrten Fläche der Stimmlippe ist die Epithelschicht besonders dick. Hier besteht ein zweischichtiges flimmerloses Epithel mit hoher unterer und niedrigerer oberer Schicht. Die Zellen der unteren Schicht sind auffallend durch eine basale kernlose Zone. Die Zellen der oberen Schicht zeigen nach Behandlung mit Flemming'scher Lösung, Häma-

toxylin-Eosin, einen leicht gelblichen Schimmer. Wieder dünner wird das Epithel am unteren Rande der Stimmlippe; an der Unterfläche der *Pars basalis* ist es sehr platt, einschichtig; an der Seitenwand des *Cavum laryngo-tracheale* geht es in ein nicht sehr hohes cylindrisches Flimmerepithel über, das auch die ganze Ventralwand dieses Raumes bedeckt, untermischt mit reichlichen Becherzellen. Vorn wie hinten findet sich auch auf der Stimmlippe Flimmerepithel, untermischt mit Becherzellen. Abgesehen von den oben erwähnten Krypten unterhalb des *Aditus laryngis* finden sich nirgends Drüsen oder drüsenähnliche Bildungen. —

Die *Tunica propria* der Schleimhaut ist durch den Reichthum an elastischen Fasern ausgezeichnet. Im Gebiete des *Aditus laryngis* prävalirt das Bindegewebe, hier besteht ein dickes Bindegewebspolster, dem reichlich sternförmige Pigmentzellen eingelagert sind. Ein grosser Theil der Fasern geht von dem oberflächlichen Sehnenblatt des *M. dilatator laryngis* gegen das Epithel hin. In dem *Vestibulum laryngis* und im *Cavum laryngo-tracheale* überwiegt das elastische Gewebe in der Schleimhaut, und eine besondere Mächtigkeit erreicht dasselbe in der Stimmlippe. Elastisches Gewebe bildet die Grundlage derselben, in Form von reich verzweigten engmaschigen Netzen, mit vielen zelligen Elementen. Die Dichtigkeit dieses Gewebes ist an den einzelnen Stellen verschieden; in der *Pars basalis* und an der Peripherie der *Pars marginalis* ist sie beträchtlicher als im Centrum der *Pars marginalis*. Als besondere Eigenthümlichkeit zeigt in einer mir vorliegenden Querschnittsserie die Stimmlippe der einen Seite, etwa in der Mitte der Länge, eine grössere Ansammlung von runden zelligen Elementen, grösser als die Spindelzellen des elastischen Netzwerkes, zum Theil mit polymorphen Kernen und mit deutlichem bräunlich-gelbem Zellkörper. (Pigmentirte Wanderzellen?) —

Besondere Bildungen sind nun noch die *Pulvinaria vocalia* und das *Ligamentum vocale*.

Als *Pulvinaria vocalia* wurden oben (S. 175) die Polster bezeichnet, die vorn und hinten dem Arytaenoidknorpel ansitzen. Es ist somit ein *Pulvinar vocale anterius* und ein *Pulvinar vocale posterius* zu unterscheiden. Ein jedes Pulvinar stellt eine Art Kappe oder Mütze dar, die das eigentliche Ende des hyalinknorpligen Arytaenoidknorpels umgiebt. Histologisch besteht das Pulvinar aus einem Gewebe, das wohl als elastischer oder Netzknorpel bezeichnet werden darf: zwischen dichtgehäuften grossen Zellen, die von in Hämatoxylin blau gefärbten Wänden umgeben sind, verlaufen reich verzweigte elastische Fasernetze.

Ganz besonders interessant ist dann das Verhalten des eigentlich so zu nennenden *Ligamentum vocale*. Streng genommen besteht ein solches als einheitliche Bildung nicht; es ist vielmehr in zwei Hälften zerlegt, eine vordere und eine hintere. Jede dieser Hälften schliesst sich unmittelbar an das entsprechende *Pulvinar vocale* an, ist die directe Fortsetzung desselben und besteht somit ebenfalls aus Netzknorpel. Schon makroskopisch kann man am frischen Präparat (unter Kochsalzlösung) die beiden Hälften des „Stimmbandes“ als weissliche Stränge in der Stimmlippe erkennen. Jeder dieser Stränge, die man dem Charakter des Gewebes entsprechend als „Stimmstäbchen“ bezeichnen könnte, ist dem unteren Rande der Stimmlippe eingelagert, der nach aussen umgerollt ist. Es ist somit nicht die von einer dickeren Epithelschicht bekleidete mediale Fläche, sondern der mit dünnem Epithel belegte untere Rand der Stimmlippe, der von dem Stimmstäbchen eine Stütze erhält. Die Form des Querschnittes

der Stimmstäbchen wechselt in den einzelnen Abschnitten. Das hintere Stäbchen stellt anfangs (vor dem *Pulvinar vocale posterius*) eine dünne und breite Platte dar, die in der Stimmlippe (die hier mit Flimmer- und Becherzellen bedeckt ist), nahe dem Epithel eingelagert ist. Mit der schärferen Trennung einer *Pars superior* und einer *Pars inferior* der Stimmlippe gewinnt das Stimmstäbchen mehr einen ovalen Querschnitt, stellt also wirklich ein cylindrisches Stäbchen im unteren Rande der Stimmlippe dar. Aehnlich verhält sich das vordere Stäbchen. Auch dieses ist anfangs platt-bandförmig gestaltet und wird erst gegen die Mitte der Stimmlippe hin zu einem Stäbchen von ovalem Querschnitt. Beide Stäbchen gehen aber nicht direct in einander über. In der Mitte der Stimmlippe verliert sich das vordere wie das hintere Stimmstäbchen in dem allgemeinen elastischen Gewebe, das die Grundlage der Stimmlippe ausmacht, und in das hier auch die Sehne des *M. dilatator laryngis* ausstrahlt. Auf einer Querschnittsserie ist es mir nicht möglich, die Stimmstäbchen als abgegrenzte Gebilde, in der Mitte der Stimmlippe zu verfolgen. — Das geschilderte Verhalten der Stimmstäbchen steht in Einklang mit dem Verhalten des *M. dilatator laryngis*. Es wird so die Stimmlippe in ihrem mittleren Theil nachgiebiger und kann hier von dem Muskel nach aussen gezogen werden. Die Elasticität der mit den *Pulvinaria vocalia* einheitlichen Stimmstäbchen wird dann die frühere Form der Stimmlippe wieder herstellen. Eine jede Stimmlippe ist somit thatsächlich in zwei Hälften, eine vordere und eine hintere, zerlegt. — Was die Bedeutung dieses Verhaltens für die Stimmerzeugung anlangt, so lassen sich darüber im Augenblick natürlich nur Vermuthungen hegen. Es liegt nahe, die, im Verhältniss zur Kürze der Stimmlippe, tiefe Stimme der Frösche mit der Einlagerung der festen Stimmstäbchen in Zusammenhang zu bringen, und die eigenthümlichen Palpitationen in der Stimme (das βρεκεκεκέξ) mit Veränderungen der *Rima glottidis* während des Schreiens. Wie oben erwähnt, hat Heinemann dabei eine rasch auf einander folgende Schliessung und Oeffnung des *Aditus laryngis* constatirt, und dem Verhalten des *M. dilatator* entsprechend kann man dabei auch eine abwechselnde Veränderung in der Form der *Rima glottidis* vermuthen. Hier ist ein bisher kaum betretenes Gebiet, dessen Bearbeitung noch manche interessante Funde verspricht.

Die Arterien der Schleimhaut der Stimmlade stammen aus der *A. laryngea* (Theil II, S. 303); die Venen gelangen in die *V. pharyngea* (zur *V. jugularis externa*; s. Theil II, S. 386).

Die Nerven sind hauptsächlich Aeste des *N. laryngeus longus*; zur Umgebung des *Aditus laryngis* geht auch der *N. laryngis brevis*.

3. Die Lungen (Pulmones).

3. Die Lungen.

Die Lungen stellen zwei weite, dünnwandige, symmetrisch gelagerte Säcke dar (Fig. 27 auf S. 68). An ihrem Ursprung aus der Stimmlade halsartig verengt (Lungenhals, Lungenwurzel), dehnen sie sich weiterhin zu kegelförmigen, mit weitem Lumen versehenen Blasen aus, die beide von gleicher Grösse sind und nach hinten zipfelartig zugespitzt enden. Die geblähte Lunge verändert etwas ihre Form, indem sie mehr oder weniger ovoid wird; die Spitze ver-

streicht bei stärkerer Füllung fast völlig (s. Fig. 57). Mit Ausnahme ihres in den *Sinus pulmonalis* blickenden Anfangstheiles, der ventral vom Oesophagus liegt, ragen die Lungen allseitig frei in die *Recessus anteriores* der Leibeshöhle hinein und erhalten hier vom Pleuroperitoneum einen serösen glatten Ueberzug.

Die Eröffnung der Leibeshöhle beim frisch getödteten Thier übt auf den Zustand der Lungen keinen Einfluss aus: die Lungen fallen, auch wenn sie vorher stark mit Luft gefüllt und gebläht waren, nicht zusammen. Diese schon lange (Swammerdam, Malpighi, Morgagni, Laurenti) bekannte Thatsache hängt mit dem eigenthümlichen Athemmechanismus des Frosches zusammen (s. später).

Im Inneren enthält eine jede Lunge einen grossen, durch den *Aditus pulmonis* (S. 188) mit dem *Cavum laryngo-tracheale* communicirenden centralen Hohlraum und eine grössere Anzahl kleinerer, durch Septa von einander getrennter wandständiger Kammern („Alveolen"). Die höheren und niederen Septa sitzen der Innenfläche der Lungenwand an und erzeugen, da diese dünn ist, auf der äusseren Lungenoberfläche eine netzartige, durch seichte Einschnürungen bedingte Zeichnung. Der Lungenhals bietet ein glatteres Aussehen. In Folge des grossen Blutreichthumes ist das frische Organ zart hellroth; die Arterien, meist von zwei Reihen von Pigmentzellen begleitet, sind schon makroskopisch in ihrem Verlaufe weit zu verfolgen. An den lateralen und dorsalen Umfang des Lungenhalses setzt sich die Aponeurose des *M. transversus abdominis* an, und der genannte Muskel wird somit bei seiner Contraction den Lungenhals der einströmenden oder ausströmenden Luft öffnen. Der medial-ventrale Umfang des Lungenhalses erhält eine Stütze durch den *Processus pulmonalis* des Cricotrachealknorpels.

Die Arterien treten von vorn her an die Lungen heran. Die *Arteria pulmonalis* jeder Seite tritt bei *Rana esculenta*, schon in zwei Aeste getheilt, durch die Aponeurose des *M. transversus abdominis* in den *Sinus pulmonalis* und durch diesen an die Lungenwurzel (Fig. 26 auf S. 67; sowie Theil II, Fig. 82 auf S. 286). Beide Aeste verhalten sich als dorsaler und ventraler. Der dorsale zieht ohne Weiteres am dorsalen Umfang des Lungensackes gegen die Spitze desselben; der ventrale theilt sich in zwei Aeste, die als lateraler (zugleich mehr dorsaler) und als medialer (zugleich mehr ventraler) weiter verlaufen. So gehen also drei Hauptäste aus der *A. pulmonalis* hervor, die als *R. dorsalis*, *R. lateralis* und *R. medialis* unterschieden

werden können. Ihr weiteres Verhalten wird weiter unten geschildert werden.

Bei *Rana temporaria* (*fusca*) fand Hoffmann constant die Arterienverhältnisse etwas anders. Die *A. pulmonalis* tritt an den Lungenhilus und begiebt sich, ohne sich zu spalten, an die äussere Lungenfläche. Hier verläuft sie nahe der Oberfläche in dem lateralen Hauptstamm der Septa (Hoffmann unterscheidet bei *R. fusca* einen lateralen und einen medialen Hauptstamm der Lungen-Septa) und giebt seitlich grössere und kleinere Aeste in annähernd rechten Winkeln ab, die, während der Hauptstamm zur Lungenspitze strebt, das Organ gürtelförmig umfassen. Es zerfällt somit, nach Th. Hoffmann, die Lunge nicht in neben einander gelagerte Gefässsectore, sondern es besteht nur ein einziges Gefässgebiet. In Begleitung der *A. pulmonalis* treten die *Rr. pulmonales* des *N. vagus* an die Lunge heran (Theil II, S. 156).

Die Lungenvenen sammeln sich dagegen am medial-ventralen Umfang des Lungensackes zu einem kräftigen Gefässe, das am caudalen Umfang des Laryngotrachealsackes, noch innerhalb des *Sinus pulmonalis*, sich mit dem der anderen Seite verbindet. Die so gebildete einheitliche *Vena pulmonalis* tritt in das linke Atrium ein (Theil II, S. 380, sowie ebenda, Fig. 65 auf S. 249).

Hin und wieder werden abnorme Gefässverhältnisse an den Froschlungen beobachtet. Einen der interessantesten Fälle hat Mudge genau beschrieben. Bei einer *Rana fusca* bestanden rechts wie links accessorische Lungenarterien und -venen. Die *A. pulmonalis accessoria dextra* bildete die Hauptfortsetzung der *A. coelica*, der gegenüber die beiden *Aa. gastricae* nur unbedeutende Aeste waren. An der linken Lunge waren sogar zwei accessorische Lungenarterien vorhanden (*A. pulmonalis accessoria sinistra anterior* und *A. pulmonalis accessoria sinistra posterior*), die beide von der *A. mesenterica anterior* kamen. Die accessorischen Lungenarterien gelangten zu den Lungenspitzen. Während so zu dem hinteren Drittel der Lungen Gefässe des grossen Kreislaufes verliefen, gingen von diesen Partien aus accessorische Venen zur Pfortader. Je eine *V. pulmonalis accessoria dextra* und *sinistra* war vorhanden; sie standen an den Lungen selbst in Verbindung mit den eigentlichen Lungenvenen. — Besonders interessant wurde dieser Fall noch dadurch, dass eine *A. hepatica* an normaler Stelle fehlte, während eine abnorme *A. hepatica* von der linken Lungenarterie abging. Da diese bekanntlich hochvenöses Blut führt, so musste hier die Leber ihr arterielles Blut aus den accessorischen Lungenvenen auf dem Wege der Pfortader erhalten.

Eines Befundes von Warren, betreffend eine abnorme Vene von der linken Lungenspitze zu der Rectalvene bei *Rana fusca*, wurde schon Theil II, S. 415 gedacht. Warren hat seitdem noch zwei ähnliche Fälle beobachtet; in dem einen derselben fanden sich an der linken Lunge sowohl eine accessorische Arterie wie eine accessorische Vene.

Die accessorische Lungenarterie war, wie Warren angiebt, ein Ast der *A. mesenterica posterior* (der Abbildung nach scheint es sich aber um die *A. mesenterica anterior* zu handeln), die accessorische Lungenvene theilte sich interessanter Weise und sandte einen Theilast zur Rectalvene (Pfortadersystem), den anderen zur Nierenpfortader (*V. Jacobsonii*). Ob in diesem Falle auch Abnormitäten in der Anordnung etwa der Nierenarterien vorhanden waren, wird nicht erwähnt.

Schliesslich hat auch Watson eine accessorische Lungenarterie als Ast der *A. haemorrhoidalis anterior* beobachtet (Theil II, S. 330). Der Anschluss der Lunge an die Arterien des Darmsystems und die Einmündung der abführenden Vene in das Pfortadergebiet erinnert, wie Warren mit Recht hervorhebt, an die Verhältnisse der Schwimmblase bei Teleostiern. Mudge hat auf die Aehnlichkeit des von ihm beobachteten Verhaltens mit dem bei manchen Schlangen aufmerksam gemacht.

Der *Sinus pulmonalis*, in den der Lungenhals blickt, fand auf S. 75 eine ausführliche Darstellung (siehe auch Fig. 26 auf S. 67 und Fig. 27 auf S. 68). Er nimmt die Lymphgefässe der Lunge auf. In ihm wird der Anfangstheil der Lunge durch zahlreiche dünnere und stärkere Bindegewebsbalken festgehalten, einerseits an dem Oesophagus, auf dessen Ventralfläche der Anfangstheil der Lunge aufliegt, andererseits am *Sinus venosus cordis*, an dem die Lungen ausserdem durch die *Vena pulmonalis* fixirt sind.

Das Pleuroperitoneum überzieht den bei Weitem grössten Theil der Lungenoberfläche und liegt dieser eng an. Die Umschlagsstelle des Pleuroperitoneums auf die Lunge entspricht einer Linie, die etwa ringförmig den Lungensack umgiebt, in einiger Entfernung distal von dem Cricotrachealknorpel (Fig. 55; sowie Fig. 27 auf S. 68). Nur am medialen Umfang bildet die Umschlagslinie einen gegen die Lungenspitze gerichteten Winkel, und das Pleuroperitoneum ist hier durch eine röhrenförmige Fortsetzung des *Sinus pulmonalis*, die sich am medialen Lungenumfang gegen die Spitze hin vorschiebt, von der Lungenoberfläche abgehoben (Fig. 56). An der rechten Lunge (nicht an der linken) bildet das Pleuroperitoneum, das entsprechend diesem Winkel die Lunge verlässt, eine besondere Falte, die in die rechte *Lamina mediastinalis* übergeht (siehe Fig. 27 auf S. 68). Diese Falte, die ihren freien Rand caudalwärts kehrt, mag als *Frenulum pulmonis dextri* bezeichnet werden. Somit besitzt die rechte Lunge eine etwas ausgedehntere Fixation durch das Pleuroperitoneum als die linke. — Von der Umschlagslinie an der Lunge aus geht das Pleuroperitoneum: an die Aponeurose des *M. transversus abdominis* (dorsal und cranial) und im Anschluss daran einerseits (vorn und ventral) auf die laterale Wand des Herzbeutels, andererseits (hinten

und dorsal) an die scharfe ventrale Kante des *Septum arcuatum dorsale*, das an der Ventralfläche des Oesophagus haftet und den *Sinus pulmonalis* vom *Sinus perioesophageus* trennt (siehe S. 75; sowie Fig. 26 auf S. 67).

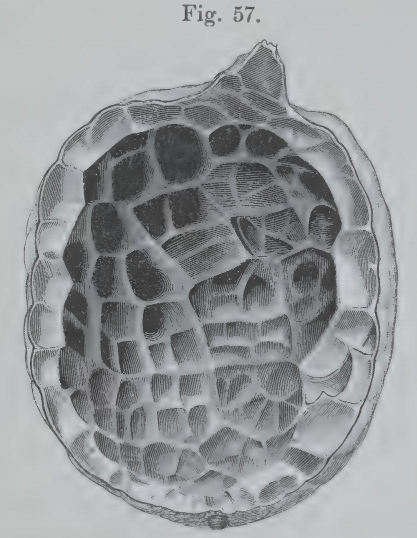
Zur Function. Dass der Lunge des Frosches auch eine richtige hydrostatische Function, neben der respiratorischen, zukommt, ist von Marcacci gezeigt worden. Frösche, denen die Lungen exstirpirt wurden, sind nicht mehr im Stande, sich über Wasser zu halten, während solche mit künstlich aufgeblasenen Lungen nicht mehr auf den Boden des Wassers tauchen, resp. sich dort halten können. Es liegt auf der Hand, dass das normale Functioniren des hydrostatischen Apparates an die Fähigkeit, die Lungen mit Luft zu füllen oder sie zu entleeren, d. h. an die Intactheit der Kehlkopföffner und -schliesser geknüpft ist (siehe auch Athembewegungen).

Bau der Lungen.

Bau der Lungen.

Wie schon erwähnt, enthält jeder Lungensack einen grossen centralen Hohlraum, in den eine grössere Anzahl wandständiger Kammern („Alveolen“) sich weit öffnen. Letztere werden durch Scheidewände, Septa, von einander getrennt, die der Lungenwand ansitzen, unter einander netzartig zusammenhängen und ihre freien Ränder dem centralen Lumen der Lunge zukehren. Die Septa sind leistenförmige Erhebungen mit verdickten Rändern, von verschiedener Stärke und Höhe, und der verschiedenen Höhe der Septen entsprechend lassen sich, wie ich mit Küttner finde, drei Kategorien von Kammern unterscheiden. Die durch das System der höchsten und dicksten Leisten gebildeten Räume erster Ordnung sind meistens rautenförmig gestaltet, der Art, dass bei contrahirter Lunge die Längsachse der Rauten quer, d. h. senkrecht zur Längsachse des Lungensackes verläuft. Sie werden im Grunde durch ähnliche, aber niedrigere und dünnere Septen, die von den Hauptsepten abgehen, in kleinere Räume zweiter Ordnung zerlegt, und von diesen Septis entspringen schliesslich wieder

Fig. 57.



Inneres der linken Lunge. Die Lunge war aufgeblasen, getrocknet und durch einen Längsschnitt halbirt. Dorsale Schnitthälfte. Vergr. 3 Mal. Man sieht die gröfseren und kleineren randständigen Kammern.

niedrigere Leistchen, die „an der inneren Lungenwand allmählich aufhören" (Küttner). So entstehen noch kleine Räume dritter Ordnung. (Küttner zählt 30 bis 40 grössere polygonale Räume, und in jedem von diesen circa 4 bis 6 Räume zweiter Ordnung.) Im Lungenhals sind die Septa niedriger, schwächer und weniger zahlreich, auch gegen die Lungenspitze hin werden sie niedriger.

Histologischer Bau der Lungenwandung.

Histologischer Bau der Lungenwandung.

Am Aufbau der Lungenwand und der einzelnen Septa betheiligen sich vor Allem glattes Muskelgewebe und faseriges Bindegewebe, wozu dann besonders noch die zahlreichen Blutgefässe kommen. Soweit die Lunge in den Pleuroperitonealraum blickt, wird sie von dem Serosa-Epithel überzogen; die in den *Sinus pulmonalis* blickenden Theile der Oberfläche des Lungenhalses erhalten eine Bekleidung durch das Endothel dieses Sinus. Das Innere des Lungensackes wird von einem geschlossenen Epithel-Ueberzug ausgekleidet.

Das glatte Muskelgewebe, das die hauptsächlichste Grundlage der Lungenwand und der Septa repräsentirt, bildet feinere und gröbere Balken, die unter einander zusammenhängend ein festes Gerüstwerk herstellen. Die stärksten, dicksten dieser Muskelbalken liegen in den freien verdickten Rändern der Hauptsepta, die Balken in den Rändern der Septa zweiter Ordnung sind entsprechend dünner. Von diesen kräftigen Hauptsträngen der Scheidewandränder gehen dünnere Züge ab, die in den Septis heruntersteigen und mit dem feineren Balkenwerk der äusseren Lungenwand zusammenhängen. (Eine genauere Darstellung des speciellen Verlaufes der Muskelbalken in der Froschlunge liegt bis jetzt nicht vor, wäre aber von Interesse.) Unter den Randmuskelbalken der Septa verlaufen die dicken Venen der Lunge.

Das Bindegewebe füllt die Zwischenräume zwischen den Muskelbalken und den Gefässen aus und bildet so die Grundlage der Lungenwände. Besonders kräftig ist es in der äusseren Lungenwand; in den Septis ist es lockerer. In der äusseren Lungenwand bildet es die äusserste Schicht, der nach innen die dünnen Muskelzüge aufliegen. Auf diese folgt dann gegen das Lumen hin noch eine dünne subepitheliale Bindegewebsschicht, der die Gefässe eingelagert sind. In den Septis bildet Bindegewebe den Grundstock, die Muskelzüge laufen central, so dass sie beiderseits noch von der gefässführenden Bindegewebsschicht bedeckt sind. Ueber den dicken Muskelbalken, die den Kämmen der hohen Septa eingelagert sind, liegt ein dichteres Bindegewebspolster, in dem lymphatische Elemente diffus verstreut sind, und in dem sich ausserdem sehr spärlich entwickelte Blutcapillaren finden. Im Gegensatz dazu ist im Grunde der Kammern und an den freien Flächen der Septa das dem Lungenlumen benachbarte und von ihm nur durch das Epithel getrennte (respiratorische) Capillarsystem sehr reich verzweigt und engmaschig. Das Verhalten in den Kämmen der niedrigeren Septa wechselt; entweder liegt auch hier über dem Randmuskelbalken das engmaschige respiratorische Capillarnetz, oder aber das Verhalten ist so wie in den hohen Septis. — Den eben geschilderten Verschiedenheiten in der Anordnung der Gefässe entspricht auch ein verschiedener Charakter des bedeckenden Epithels.

Feine elastische Fasernetze sind im Bindegewebe der Lunge nur spärlich entwickelt. Reichlich sind dagegen sternförmige schwarze Pigmentzellen vorhanden. Sie sind an der frischen Lunge schon makroskopisch er-

kennbar. Th. Hoffmann findet, dass sie (bei *Rana temporaria*) dem Verlaufe der Lymphbahnen folgen. Insoweit als die Lymphbahnen sich an die Blutgefässe (die Arterien) halten, sind somit auch die letzteren in ihrem Verlaufe durch die Anordnung der Pigmentzellen gekennzeichnet. Da aber, wo Blut- und Lymphgefässe selbständig verlaufen, verlassen die Pigmentzellen die ersteren, um den letzteren zu folgen. Das gilt namentlich für die capillare Auflösung der Blutgefässe; in diesem Gebiete werden die Blutgefässe weder von Lymphgefässen noch von Pigmentzellen begleitet.

Das Verhalten der Gefässe in der Lunge von *Rana esculenta* ist von Küttner sehr genau und gründlich auf Grund von Injectionsversuchen dargestellt worden. Hinsichtlich ihrer Lage verhalten sich Arterien und Venen in charakteristischer Weise verschieden.

Die grossen Arterien verlaufen nur an der Oberfläche der Lunge, die grossen Venen nur in der Tiefe, und zwar in den Kuppen der Septa unter den Randmuskelbalken. Von der letzteren Regel macht nur der Stamm der *Vena pulmonalis* selbst eine Ausnahme, der auf die freie (mediale) Lungenoberfläche und von dieser aus in den *Sinus pulmonalis* tritt (Fig. 56 auf S. 186).

Die drei arteriellen Stammgefässe (*R. dorsalis*, *R. medialis*, *R. lateralis*; siehe oben, S. 192), die in ziemlich gleich weiten Zwischenräumen von einander und leicht convergirend zur Lungenspitze ziehen, geben oft je einen kürzeren zur Spitze hinstrebenden Ast ab, so dass dann sechs Stammgefässe vorhanden sind; in anderen Fällen finden sich jedoch nur drei Stammgefässe. Was das Verhalten der Stammgefässe zu den durch die Basen der Septa bedingten Einziehungen anlangt, so möchte ich bemerken, dass zwar meist die Arterie eine Strecke weit solchen Furchen folgt, häufig genug aber auch unabhängig von ihnen über die Aussenwände der Kammern hinläuft. Von jedem Stamm gehen der Schilderung von Küttner zufolge in gleichen Intervallen jederseits 13 bis 15 Zweige mehr oder weniger rechtwinklig ab, und zwar so, dass stets auf eine längere ausgiebigere eine engere kürzere folgt. Fasst man das gegenseitige Verhältniss dieser fast parallel neben einander verlaufenden 13 bis 15 Arterien näher ins Auge, so überzeugt man sich, dass stets ein kürzerer Ast des *R. dorsalis* einem längeren des *R. medialis* und *lateralis* entspricht, und umgekehrt, die auf diese Weise sich ergänzend in einander greifen. Erst von nun an treten baumförmige Verzweigungen auf, — stets feiner werdend ziehen die Arterien in diagonaler Richtung über die Alveolen hin und lösen sich dann baumartig ausstrahlend capillar auf, wobei aber stets ein stärkeres Capillargefäss gleichsam als Stamm zu verfolgen ist. Die Capillaren sammeln sich sofort wieder zu einem capillaren Venennetz, dessen Muttergefäss, eine nur sehr kurze Strecke sichtbar, an das erste nächste Septum tritt und in diesem aufsteigt (gegen den freien Rand hin).

An den meisten Alveolen findet sich eine zuführende engere Arterie, zwei bis drei abführende, breitere Venenwurzeln. — Ausser den Arterienästen, die den bisher geschilderten Verlauf besitzen, fand Küttner noch eine grosse Anzahl anderer, die sehr enges Caliber haben, seitlich und rechtwinklig von den Stammgefässen abgehen und sich sofort capillar auflösen, ohne vorherige dendritische Verzweigung. — Wie im Grunde der Alveolen, so findet sich auch auf jeder Septumoberfläche ein Capillarnetz; auch in den Septis ist dasselbe Princip vertreten wie an der Oberfläche: Abgang capillarer Röhren sowohl aus feineren Arterienenden als auch seitlich aus relativ grossen Gefässen. In den Kämmen der Septa verlaufen die grossen Venen und bilden hier ein zusammenhängendes, anastomosirendes Netz (einen venösen Plexus). — Von directen arteriellen Ana-

stomosen hat Küttner nur eine mit ziemlicher Regelmässigkeit angetroffen; und zwar an der Lungenspitze, sie verbindet den *R. dorsalis* mit dem *R. lateralis.*

Th. Hoffmann fand, wie schon erwähnt, an der Lunge von *Rana temporaria* nur ein arterielles Gefässgebiet, also keine Theilung der *A. pulmonalis,* die feinere Gefässvertheilung aber wie Küttner bei *R. esculenta.*

Was die Lymphgefässe der Lunge anlangt, so fand Robin, dass dieselben ein engmaschiges Netz auf der Lungenoberfläche bilden. Die grösseren Stämme folgen den Blutgefässen. Th. Hoffmann untersuchte genauer ihr Verhalten bei *Rana temporaria.* Hier begleiten zwei stärkere Lymphgefässe („Satellitengefässe“) die *A. pulmonalis* und ihre Zweige auf beiden Seiten, und die arteriellen Zweige mit ihren beiden begleitenden Lymphgefässen umkreisen so die Alveolen als ein dreisträngiges Gefässbündel. Auf diese Weise entsteht an der Oberfläche des Organs ein weites Netz, welches eine grosse Zahl kleiner polygonaler Felder umschliesst. Durch dieses Netz wird eine Verbindung mit einem, am medialen Umfang der Lunge sich hinziehenden grösseren Lymphgefäss hergestellt. Dieses Lymphgefäss, von dem Hoffmann bemerkt, dass man es mit Rücksicht auf seine Weite fast einen Lymphsack nennen könnte, dürfte die auch bei *Rana esculenta* vorhandene, am medialen Lungenumfang gegen die Spitze hinziehende Fortsetzung des *Sinus pulmonalis* sein, die oben erwähnt wurde (S. 194). Der weiteren Schilderung von Th. Hoffmann zufolge halten sich die Lymphgefässe nur so lange an das von ihnen eingeschlossene Arterienstämmchen, als dieses interalveolar bleibt. Dann aber werden die Lymphbahnen selbständiger: die interalveolaren Stämmchen (Satellitengefässe) geben seitliche Aestchen ab, die in der Randzone der Alveolenwand ein feines Netz bilden und über die Alveole hin zum entgegengesetzten Interalveolargefäss streben. Von einer Auflösung in Capillaren kann aber nicht die Rede sein. Die Blutcapillaren liegen der Innenfläche der Lunge näher als die Lymphgefässe. — Die Lymphgefässe der Froschlunge sind nach Hoffmann durchweg regelmässig cylindrisch und besitzen eigene Wandungen; die Versilberung des Endothels gelang Hoffmann nur unvollkommen, was er geneigt ist als in dem „rudimentären“ Charakter desselben begründet anzusehen.

Nerven der Lunge. An die Lunge treten mehrere vom Vagus stammende Nervenzweige heran und verlaufen hier bis zu der Lungenspitze. Arnold, der zuerst die Nerven der Froschlunge ausführlich behandelte, beobachtete auch, dass diese Stämmchen aus markhaltigen und marklosen Fasern bestehen und gangliöse Bildungen enthalten. Beides ist vielfach bestätigt worden. Die Nervenzellen beschrieb Arnold als glockenförmig und mit einem Spiralfaden versehen, eine Angabe, von der spätere Beobachter abweichen. Doch hat auch Egorow Nervenzellen mit Spiralfasern in der Froschlunge angetroffen. Kandarazki findet einzelne Nervenzellen und Gruppen von solchen in den Nervenfaserbündeln, konnte aber keine Zellen von glockenförmiger Gestalt sehen. Auch an der Lungenspitze findet Kandarazki Nervenzellen.

Ausführlich mitgetheilt mögen die Befunde von Smirnow sein, die (1888) mit Hülfe der Methylenblaumethode gewonnen wurden. — Auch die dünnen Nervenstämmchen, die sich von den dickeren in die Lunge eintretenden Stämmen abzweigen, um sich zu den Muskelbalken zu begeben, enthalten neben blassen Fibrillenbündeln noch markhaltige Nervenfasern. Durch Theilungen und Faseraustausch kommt auf der Oberfläche der Muskelbalken ein weitmaschiges nervöses Geflecht zu Stande, aus welchem markhaltige Fasern austreten, die nach verhältnissmässig kurzem Verlaufe in einem Endknäuel ihr Ende finden. Der Nerven-

endknäuel kommt dadurch zu Stande, dass die markhaltige Nervenfaser terminale Zweige abgiebt, die als feine nackte Fäden gewunden verlaufen, Theilungen eingehen und schliesslich in ein Netz feinster varicöser Fibrillen übergehen. Die Myelinscheide schwindet entweder an der Eintrittsstelle der Faser in den Knäuel oder kurz vorher. In den Knäuel treten ausserdem spärliche varicöse Nervenfäden ein, die für die in und an dem Knäuel liegenden Capillaren bestimmt sind. Häufig treten aus dem Knäuel Nervenfäden aus, die bis an einen benachbarten Knäuel zu verfolgen sind. Im Inneren der Knäuel liegen Zellen. Die Knäuel sind oval oder rundlich, von verschiedener Grösse; die grösseren prominiren etwas über dem Niveau der Lungenoberfläche, wodurch ein in den Lungenraum vorspringender flacher Hügel entsteht. Sie liegen auf den dickeren, wie auf den dünneren Muskelbalken. Auch complicirtere Bildungen, in die zwei bis drei markhaltige Fäden eintreten, kommen vor, besonders in der Nähe des Lungenhalses, wo die Zahl der Endknäuel überhaupt grösser ist. —

Die den Muskelbalken aufliegenden blassen Fibrillenbündel lösen sich unter Plexusbildung schliesslich in varicöse Fibrillen auf, die für die glatte Muskulatur bestimmt sind. Terminale Endknöpfe hat Smirnow an ihnen nicht wahrgenommen.

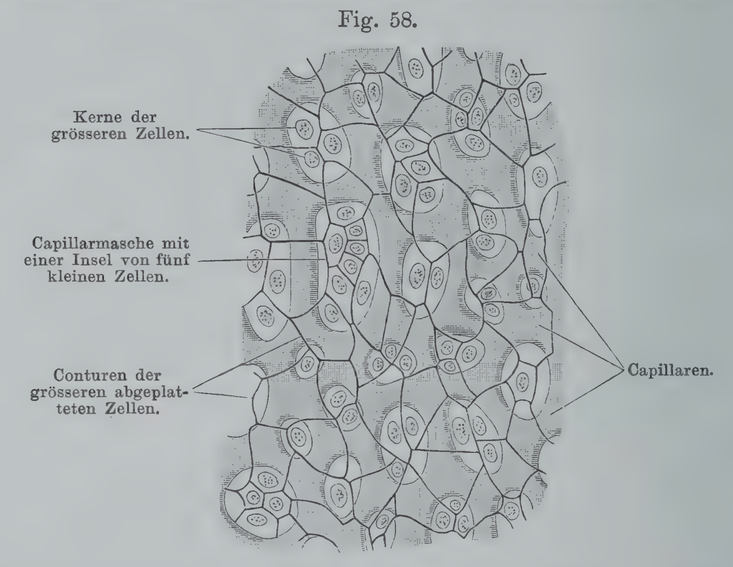
Schliesslich finden sich auf den Muskelbalken ausserdem noch gangliöse Bildungen, die mit den blassen Fibrillenbündeln zusammenhängen. Die aus den Ganglien austretenden Fibrillen sind bis an die Muskelspindeln zu verfolgen. Aehnliche Ganglien finden sich in der Nähe der Gefässe am Lungenhalse in den dünnen gemischten Nervenstämmchen. Diese, den Muskelbalken aufliegenden Ganglien unterscheiden sich nach Smirnow sehr wesentlich von den mit Spiralfasern versehenen Ganglien, die sonst für den Froschsympathicus charakteristisch sind: sie bestehen durchweg aus verhältnissmässig kleinen rundlichen Zellen mit grossem bläschenförmigem Kerne und Kernkörperchen. Ueber die Fortsätze dieser Zellen und ihre Beziehungen zu den zwischen ihnen hindurchziehenden Nervenfasern ist vorläufig nichts Bestimmtes zu sagen.

Die erwähnten Nervenendknäuel der Froschlunge hat auch Cuccati gleichzeitig mit Smirnow gesehen und ausführlich geschildert. Nach Cuccati, der ebenfalls mit der Methylenblaumethode arbeitete, bilden die markhaltigen wie die marklosen Nervenfasern Netze, die unabhängig von einander sind. Die Verzweigungen der blassen Fasern finden sich in der Umgebung der Alveolen, in den grossen und mittleren Muskelbalken und an den Blutgefässen. Aus den markhaltigen Fasern gehen Endfäden mit den erwähnten Nervenendknäueln hervor (auf der Innenfläche der groben und mittleren Muskelbalken), während zu den kleinsten Muskelbündeln eigenthümliche Endfäden dringen, die direct seitlich von markhaltigen Nervenfasern abgehen. Letztere Fädchen enden nadelförmig oder auch mit einer kleinen Endplatte.

Epithel. Die Innenfläche der Lunge wird von einem continuirlichen einschichtigen Epithel ausgekleidet, das zweierlei Charakter besitzt. Auf den Scheiteln der Septa, auf denen der Randmuskelbalken von dichterem, mit spärlichen Capillaren versehenem Bindegewebe bedeckt ist, also vor allen Dingen auf den Scheiteln aller Septa erster Ordnung, findet sich ein niedriges cylindrisches Flimmerepithel, dem Becherzellen eingestreut sind. Es setzt sich vom *Cavum laryngo-tracheale* aus continuirlich auf die Leisten fort. Dagegen findet sich überall da, wo das engmaschige respiratorische Capillarnetz ganz oberflächlich gelagert ist, also auf den Seitenflächen aller Septa und auf den Grundflächen der Kammern, ein charakteristisches, niedriges, respiratorisches

Epithel, das die Oberflächen der Capillaren bedeckt und die Maschen zwischen ihnen ausfüllt. Wir verdanken darüber Elenz genaue, durch Imprägnation der Zellgrenzen mit *Argentum nitricum* gewonnene Angaben. Danach kommen in der Froschlunge zweierlei Verhältnisse vor. Am häufigsten findet man in allen Alveolen über den Capillaren ein gleichmässiges, vollständiges, einfaches Plattenepithel, bestehend aus grossen Zellen, die mit ihren Ecken fast durchgängig in den Capillarmaschen zusammenstossen. An jeder dieser Zellen ist eine dünne

Fig. 58.



Lungenepithel vom Frosch, mit dem selteneren Vorkommen kleinerer Zellen in den Capillarmaschen. Vergr. circa 350fach. (Behandlung mit Argentum nitricum.) Nach Elenz.

plattenartige Ausbreitung und ein protoplasmatischer, den Zellkern einschliessender Zapfen zu unterscheiden, der von einer Ecke der Zelle ausgeht. Die dünnen Platten liegen den Capillaren unmittelbar auf, die verdickten Zapfen dagegen liegen in den Capillarmaschen und reichen hier, nach F. E. Schulze, bis auf die bindegewebige Grundlage der Alveolenwand herab. In jeder Capillarmasche liegen gewöhnlich mehrere solcher kernhaltiger Zellzapfen, doch kommen auch Maschen zur Beobachtung, in denen nur ein Zellzapfen sich findet. (Siehe Fig. 58, aus der auch hervorgeht, dass auch die Ecken der plattenartigen dünnen Zellausbreitungen in den Capillarmaschen liegen.) Neben diesem die Regel bildenden Verhalten kommt es auch vor, dass in einzelnen Capillarmaschen Gruppen kleinerer Zellen, die aber die Masche nie ganz ausfüllen, liegen, so dass immer noch Theile der grösseren Zellen in die Masche hineinragen (Fig. 58). Diese kleineren Zellen besitzen einen Kern und Inhalt. (Diese Zellen scheinen es zu sein, von denen F. E. Schulze glaubt, dass sie vielleicht eine secretorische Function besitzen.)

4. Der Mechanismus der Athmung.

4. Der Mechanismus der Athmung.

Zweierlei Arten von Bewegungen, die im Dienste der Respiration stehen, sind beim Frosche zu unterscheiden: 1. die oscillirenden

Kehlbewegungen, und 2. die eigentlichen Athembewegungen. Beide Arten von Bewegungen vollziehen sich bei fest geschlossenen Kiefern; die Luft streicht nur durch die Nasenlöcher hin und zurück.

1. Die oscillirenden Kehlbewegungen sind leichte oberflächliche Schwankungen der Kehle, die bei geschlossenem *Aditus laryngis* erfolgen und nur von einem leichten Schwanken an den in der Hauptsache geöffneten Nasenlöchern begleitet sind. Sie schaffen keine Luft in die Lungen, stehen also zur Lungenrespiration in keiner directen Beziehung, vollziehen sich vielmehr in den Pausen zwischen den eigentlichen Respirationsbewegungen, und zwar während die Lungen sich in gefülltem Zustande befinden. (Die Respirationspausen treten im Inspirationszustande der Lungen ein.) Die Bedeutung der oscillatorischen Kehlschwankungen, eine seit Martin St.-Ange viel ventilirte Frage, ist erst neuerdings durch den Nachweis der respiratorischen Function der Mundrachenschleimhaut (siehe S. 20) verständlich geworden. Sie sind in erster Linie als im Dienste der Oropharyngeal-Athmung stehend zu betrachten. Der eigentlichen Lungenathmung werden sie daneben vielleicht insofern zu Gute kommen, als sie eine Ventilation der Mundrachenhöhle bewirken, d. h. das in der Mundrachenhöhle befindliche Luftgemisch verbessern.

2. Die eigentlichen Lungenathmungsbewegungen. Das Fehlen von Rippen oder anderen Einrichtungen, die eine nennenswerthe rhythmische Erweiterung und Verengerung des die Lungen bergenden Leibeshöhlenraumes ermöglichten, bedingt einen eigenthümlichen Mechanismus der Lungenathmung beim Frosche: die Luft wird in die Lungen durch einen Schluckact von der Mundhöhle aus eingepresst. Die Einathmung des Frosches erfolgt nach dem Druckpumpenmechanismus, im Gegensatz zu dem Saugpumpenmechanismus, den die Amnioten darbieten. Die eigentlichen Athembewegungen unterbrechen von Zeit zu Zeit (in unregelmässigen, von sehr verschiedenen Factoren abhängigen Intervallen) die einförmige Reihe der oscillirenden Bewegungen. Sie sind in drei ganz verschiedene Phasen zu zerlegen, die man als Aspiration, Exspiration, Inspiration unterscheiden kann. a) Aspiration von Luft durch die geöffneten Nasenlöcher in die Mundrachenhöhle, durch Erweiterung der letzteren bei geschlossenem *Aditus laryngis.* b) Exspiration aus den Lungen in diese erweiterte Mundhöhle hinein, bei geöffnetem *Aditus laryngis*, hauptsächlich durch Contraction der

Bauchmuskeln. c) Unmittelbar auf die Exspiration folgende Inspiration der nunmehr in der Mundrachenhöhle befindlichen Luft in die Lungen, durch Verengerung der Mundrachenhöhle bei geschlossenen Nasenlöchern und geöffnetem *Aditus laryngis*; Schluss des *Aditus laryngis* und Oeffnung der Nasenlöcher, alsdann Respirationspause. Diese tritt also ein, während die Lungen mit Luft gefüllt sind, und die Luft bleibt längere Zeit in Contact mit der Lungeninnenfläche. — Der gewöhnliche Rhythmus ist: Pause (mit oscillirenden Bewegungen). — Aspiration durch Erweiterung der Mundhöhle; am Ende derselben Exspiration und dann blitzschnell folgende Inspiration. — Pause u. s. w. Die Mundhöhle ist dabei als Motor zwischen die Luft und die Lungen eingeschaltet; sie fungirt zuerst als Saugpumpe (Aspiration), und dann als Druckpumpe (Inspiration).

Ueber die speciellen während der einzelnen Phasen wirksamen Mechanismen ist noch Folgendes zu bemerken.

Während der Respirationspause sind der *Aditus laryngis*, der Oesophaguseingang und die Kiefer fest geschlossen, die Nasenlöcher geöffnet. Der Schluss der Kiefer ist ein kräftiger und kommt durch tonische Contraction der Kieferschliessmuskeln („Kaumuskeln“) zu Stande. Die Genauigkeit, mit der sich das Relief des Ober- und Unterkieferrandes entsprechen (siehe S. 14, 16), macht den Schluss zu einem besonders festen. Der Schluss des *Aditus laryngis* wird einerseits durch die Kehlkopfcompressoren, andererseits durch die Elasticität der Arytaenoidknorpel bewirkt.

Die Aspiration, d. h. die Vergrösserung der Mundrachenhöhle, findet hauptsächlich durch Contraction der *Mm. sternohyoidei* und *omohyoidei* statt. Sie ziehen den Mundhöhlenboden, und besonders den hinteren Theil desselben, in dem die Stimmlade liegt, stark nach abwärts und rückwärts. Dieser hintere Theil des Bodens der Mundrachenhöhle bildet so gewissermaassen den „Pumpenkolben“. Der Zungenbeinknorpel bewegt sich dabei nicht nur in toto, sondern er verändert auch seine Gestalt (die Platte wird an ihrer Mundhöhlenfläche concav) und erfährt eine Drehung derart, dass die Platte stärker gesenkt wird als die *Processus postero-mediales*. Durch Zurückgehen, Herabtreten, besonders der vorderen Partien (Drehung), und Krümmung der Platte kommt dann die trichterförmige Einziehung zu Stande, die am Mundhöhlenboden von innen zu beobachten ist, und die sich in der starken Vorwölbung der Kehle von aussen zeigt.

Hat dann die Kehle ihren tiefsten Stand erreicht, so folgt die Exspiration, und dieser die Inspiration. Für beide Bewegungen ist die erste Vorbedingung die Oeffnung des *Aditus laryngis*, die durch Contraction der *Mm. dilatatores laryngis* erfolgt. Durch die geöffnete Stimmlade strömt dann die Luft aus, hauptsächlich in Folge der Contraction der *Mm. transversi abdominis*, vor Allem der *Partes vertebrales* dieser Muskeln. Da diese die Räume, in denen die Lungen liegen, vorn kuppelförmig abschliessen, so wird ihre Contraction eine Verengerung der genannten Räume und damit eine Compression der Lungen bewirken. Vermehrt wird die Verengerung der fraglichen Räume (*Recessus ante-*

riores der Pleuroperitonealhöhle) noch durch das unter dem Zug der *Mm. sternohyoidei* und *omohyoidei* zurückweichende Zungenbein. Auch die Elasticität der Lungenwandung spielt wohl noch eine unterstützende Rolle bei der Exspiration (an dem getödteten Frosch sinkt die luftgefüllte Lunge zusammen, wenn man künstlich den *Aditus laryngis* öffnet). Die Contraction des *M. transversus abdominis* wird übrigens noch einen anderen Effect haben: den der Offenhaltung des *Aditus pulmonis*. Wie oben erwähnt, setzt sich die Aponeurose des genannten Muskels am dorsalen und lateralen Umfang des Lungenhalses an.

Die Inspiration ist der complicirteste Act. Hier sind, abgesehen von dem Verschluss des Oesophagus und der fortdauernden Offenhaltung des *Aditus laryngis*, noch aus einander zu halten: der rasche Verschluss der Nasenlöcher und die energische Verengerung der Mundrachenhöhle. Der rasche Verschluss der Nasenlöcher kommt durch Vermittelung des Unterkiefers zu Stande, der die Zwischenkiefergegend in die Höhe drängt. Die Verbindung der *Cartilago alaris*, die das Nasenloch von aussen umgreift, mit dem Zwischenkiefer spielt hier eine grosse Rolle. Wenn der Unterkiefer gehoben wird, so drängt sich das *Tuberculum praelinguale* des Unterkiefers (siehe S. 16) in die *Fossa subrostralis media* (S. 14) ein, in deren Tiefe die Naht zwischen den beiden *Ossa intermaxillaria* liegt. Diese werden dadurch auseinandergedrängt; die *Pars facialis* eines jeden Intermaxillare weicht nach aussen und nimmt den *Processus praenasalis superior* des Nasenflügelknorpels, der ihr verbunden ist, mit. In dem Maasse, als dieser vordere kurze Fortsatz der *Cartilago alaris* nach aussen geht, bewegt sich deren hinterer längerer Abschnitt nach innen und schliesst das Nasenloch. Der geschilderte Klappenmechanismus ist ausserordentlich empfindlich, so dass die leiseste Bewegung der Schnauzenspitze auf die Nasenflügel übertragen wird. (Hiervon kann man sich an jedem Froschkopf durch Druck gegen die *Fossa subrostralis media* überzeugen.) In Bewegung gesetzt wird er bei dem Inspirationsact einerseits durch verstärkte Contraction der Kaumuskeln, die die Unterkieferspitze heben, andererseits durch Contraction des *M. submentalis*, durch den der Winkel zwischen beiden Unterkieferhälften verkleinert, und das *Tuberculum praelinguale* vorgetrieben und gehoben, also gegen die *Fossa subrostralis media* gepresst wird.

Die eigentliche inspiratorische Schluckbewegung erfolgt durch Verkleinerung der Mundrachenhöhle. Dabei sind verschiedene Muskeln direct betheiligt. Die wichtigsten unter ihnen sind die *Mm. petrohyoidei*; unterstützend wirken: *M. submaxillaris*, *M. subhyoideus*, *M. submentalis*, *M. geniohyoideus*, *M. genioglossus* in Verbindung mit dem *M. hyoglossus*. Durch die *Mm. petrohyoidei* wird der Zungenbeinknorpel kräftig gehoben (besonders *M. petrohyoideus anterior*) und zugleich nach vorn bewegt (*Mm. petrohyoidei posteriores*); der geöffnete *Aditus laryngis* wird dadurch geradezu der Luft entgegengeführt: er schöpft so zu sagen die Luft auf. Dies ist um so mehr der Fall, als durch die Hebung des Mundhöhlenbodens bei gleichzeitigem Schluss der Nasenlöcher die Luft comprimirt wird und nur in den *Aditus laryngis* ausweichen kann. Die Trommelfelle werden dabei nach aussen getrieben. Von den übrigen genannten Muskeln kommen vor allen Dingen noch die *Mm. geniohyoidei* sowie die vereinigten *Mm. genioglossus* und *hyoglossus* in Frage; die Bedeutung des *M. submaxillaris* und *M. subhyoideus* scheint in erster Linie darin zu liegen, dass sie die längsverlaufenden Muskeln zusammenhalten und dem Mundboden Resistenz verleihen, letzteres besonders noch dadurch, dass sie das Episternum, das sich auf ihre dorsale Fläche vorschiebt, heben und gegen

den Mundhöhlenboden andrücken. Als Specialwirkung des *M. submentalis* wurde oben schon die Hebung des *Tuberculum praelinguale* und als Folge davon Schluss der Nasenlöcher genannt.

Wenn die Respiration sehr lebhaft von statten geht, so zieht das Thier bei den eigentlichen inspiratorischen Bewegungen auch die Augen ein, um den Raum der Mundhöhle noch bedeutender zu verkleinern.

Nach N. Wedenskii können die einzelnen Phasen des Respirationsactes sich in verschiedener Weise folgen, wodurch ausser den gewöhnlichen, von Wedenskii als „ventilirende" bezeichneten Bewegungen noch „einpumpende" und „entleerende" unterscheidbar werden. Bei den „einpumpenden" unterbleibt die Exspiration vor der Inspiration, weil die Kehlkopföffnung zu spät stattfindet, bei den „entleerenden" Bewegungen wird die Inspiration, durch verfrühten Kehlkopfschluss unwirksam. Durch wiederholte einpumpende Bewegungen würde sich die Erscheinung des „Aufblähens" beim Frosch erklären lassen.

Die normale Function der Kehlkopfmuskeln ist natürlich von äusserster Wichtigkeit für die Respiration. Künstlicher Verschluss des *Aditus laryngis* oder Unterbindung der Lungen hat Einpumpen von Luft in den Magen und Darm zur Folge. Das Gleiche ist bei vagotomirten Thieren beobachtet worden, als Folge der Unfähigkeit, die *Mm. dilatatores laryngis* zu contrahiren. —

Die historische Seite der Frage anlangend, so sind die wichtigsten Punkte aus der Lehre vom Athmungsmechanismus des Frosches schon sehr lange bekannt und genauer studirt worden. Schon Swammerdam, Malpighi, Morgagni, Laurenti bemerkten die auffallende Thatsache, dass die Lungen des Frosches nach Eröffnung der Leibeshöhle nicht zusammenfallen, vielmehr noch weiter ausgedehnt werden können, und führten sie in der Hauptsache richtig auf den eigenthümlichen Athemmechanismus des Thieres zurück. 1794 gab dann Townson zum ersten Male eine genaue Beschreibung und Zergliederung dieses Mechanismus und stellte bereits die wichtigsten Momente fest: die zweierlei Arten von Kehlbewegungen, von denen nur die starken mit Nasenschluss und Kehlkopföffnung verbunden seien, die Betheiligung der Bauchmuskeln an der Exspiration, die Unfähigkeit des Frosches, bei geöffnetem Maule zu athmen, — kurzum, er begründete die Auffassung, dass wir es hier mit einem Mechanismus zu thun haben, bei dem die Luft durch die Compression der Mundrachenhöhle bei geschlossenen Nasenlöchern, nach Art eines Schluckmechanismus, in die Lungen gepresst werde. Die Darstellung von Cuvier in den Leçons schliesst sich den Townson'schen Vorstellungen an. Der Versuch Haro's (1842), den Respirationsmechanismus auch bei den Fröschen nach dem für die höheren Wirbelthiere gültigen Schema (als Saugpumpen-Mechanismus, im Gegensatz zu dem bisher angenommenen Druckpumpen-Mechanismus) zu erklären, und die Bewegungen des Zungenbeines und des Sternums lediglich als brusthöhlenerweiternde und -verengernde Kräfte in Anspruch zu nehmen, wurde dann 1845 von Panizza in scharfsinniger und ausführlicher unzweideutiger Weise zurückgewiesen. Panizza begründete aufs Neue die Lehre von dem Druckpumpen-Mechanismus der Athmung bei den Fröschen. Ihm folgte Heinemann 1861 mit einer ebenfalls vortrefflichen Untersuchung, die dieselbe Auffassung ergab, aber einige Punkte genauer behandelte. Neuere Arbeiten, in denen einige specielle Punkte noch behandelt werden, stammen von J. G. Fischer, Milne-Edwards, P. Bert, Heinemann, H. Newell Martin und N. Wedenskii. In der hier gegebenen Schilderung bin ich hauptsächlich meiner eigenen früher

(1896) veröffentlichten Darstellung gefolgt, in der u. A. der Mechanismus des Nasenschlusses wohl zum ersten Male in der hier wiedergegebenen Weise analysirt wurde, im Gegensatz zu den früheren Auffassungen, die das Vorhandensein willkürlicher Nasenmuskeln für den Nasenschluss verantwortlich machten.

Die von den verschiedenen Forschern angestellten Experimente haben noch eine Anzahl wichtiger Thatsachen kennen gelehrt, auf die indessen genauer nicht mehr eingegangen werden kann, und bezüglich derer auf die Originalarbeiten verwiesen werden muss. Die Literatur bis 1878 findet sich am genauesten zusammengestellt bei H. Newell Martin.

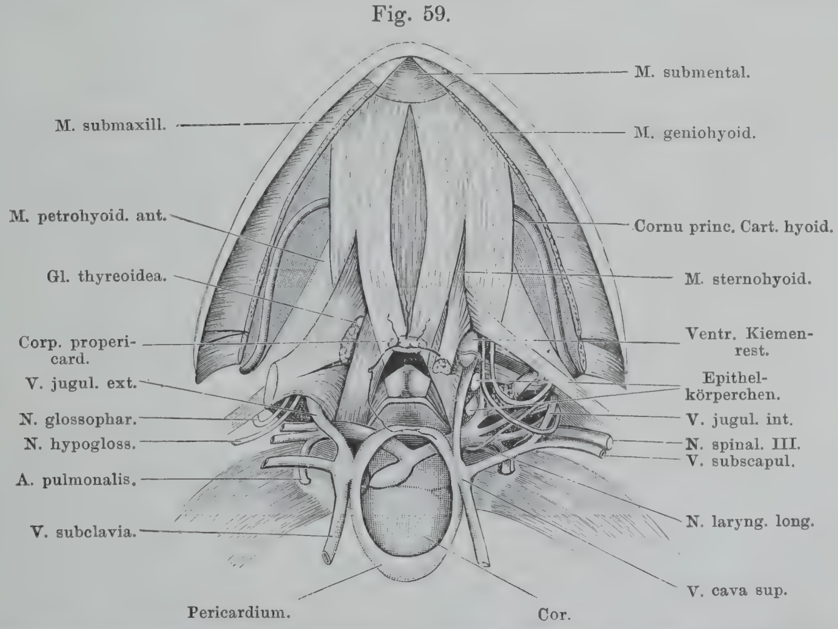
E. Die Schilddrüse (*Glandula thyreoidea*).

E. Die Schilddrüse.

Der Frosch besitzt zwei mit einander nicht verbundene Schilddrüsen, eine rechte und eine linke, die beide aus einer gemeinsamen unpaaren Anlage hervorgehen, aber schon in früher Embryonalperiode jeden Zusammenhang unter einander verlieren.

Die Schilddrüse jeder Seite (Fig. 59) stellt ein länglich ovales Körperchen dar, das schon mit der Lupe eine Zusammensetzung aus

Fig. 59.



Schilddrüse, ventraler Kiemenrest, Epithelkörper, Corpus propericardiale. Der Schultergürtel ist entfernt, der M. submaxillaris zum grössten Theile fortgenommen, der M. sternohyoideus der rechten Seite nach aussen, der der linken Seite nach innen umgelegt. Das Pericardium ist eröffnet. Drei Mal vergrössert.

kleinen Bläschen erkennen lässt, somit ein traubiges Aussehen besitzt. Seine Lage ist sehr versteckt: ventral an der Wurzel des *Processus postero-medialis* des Zungenbeinknorpels. Die Schilddrüse schmiegt

sich dem ventral-lateralen Umfang dieses Fortsatzes eng an, schiebt sich aber auch noch auf die Ventralfläche des Zungenbeinkörpers vor. Zum *M. hyoglossus* verhält sie sich so, dass sie entweder dem lateralen Umfang des Muskels eng anliegt, oder mehr oder minder vollständig von ihm ventral bedeckt wird. Auch das Verhalten zum *M. sternohyoideus* ist nicht ganz constant; meist wird die Drüse nur an ihrem lateralen Umfang von dem Muskel umfasst (Fig. 59), doch kann sie auch so zwischen die Fasern desselben eingeschaltet sein, dass sie die beiden Partien des Muskels mit ihrem hinteren Ende trennt: medial von der Drüse beginnt dann die Insertion der vorderen ventralen Portion des Muskels, während die Fasern der hinteren dorsalen Portion die Aussenfläche der Drüse umgreifen (siehe Fig. 80 der Muskellehre; S. 139 des I. Theiles). Immer hebt sich die Drüse von der Umgebung nur sehr undeutlich ab, ihre Grösse ist nicht bedeutend. Sie ist von einer Hülle bedeckt, die sie an dem Zungenbein fixirt. Die zu ihr tretende Arterie ist ein Zweig des *R. musculoglandularis* der *A. carotis externa*; die Venen gelangen in die *V. jugularis externa.*

Bei der Kleinheit des Gebildes ist seine Herausnahme mit Schwierigkeiten verknüpft, die durch die tiefe, zwischen Muskelfasern versteckte Lage, die schwere Unterscheidbarkeit von dem Muskelgewebe und die leichte Lädirbarkeit der Bläschen noch vergrössert werden. Indessen gelang es mir wiederholt, sie beim lebenden Thier zu entfernen. Die chemische Diagnose bestätigte, dass nicht irgend etwas Anderes, Muskelfasern und dergl., fälschlich für die Schilddrüse genommen war (siehe unten). Bei einer von auswärts bezogenen sehr grossen *Rana esculenta* (wohl *var. hungarica*), wo ich sie erst vergeblich gesucht hatte, fand sie sich zum grössten Theil dem Zungenbeinkörper ventral dicht anliegend, nur die hintere Hälfte erstreckte sich auf den *Processus posteromedialis.* Mit ihren vorderen Enden kamen sich die beiderseitigen Organe in diesem Falle sehr nahe.

Nebenschilddrüse.

Nebenschilddrüse (*Glandula thyreoidea accessoria sive succenturiata*). In Bezug auf wirkliche Nebenschilddrüsen von typischem Schilddrüsenbau bemerkt Maurer, dass es bei Amphibien sehr häufig zur Bildung von solchen kommt, welche stets als aus der unpaaren Anlage abgetrennte Theile nachgewiesen werden können. Positive Angaben, den Frosch betreffend, habe ich nirgends gefunden. Auf Grund eigener Präparate muss ich das Vorkommen wirklicher Nebenschilddrüsen bei umgewandelten *Ranae fuscae* (nur von dieser Species habe ich eine grössere Anzahl von Schnittserien durch ganze Köpfe durchmustert) als nicht so selten erklären. Ich habe hier ein solches Organ einige Male gefunden, und zwar immer an der gleichen Stelle. Stets handelte es sich um ein unpaares Organ, das am Ventralumfang des *M. hyoglossus* gelagert war, entweder median, an der Stelle, wo die beiderseitigen *Mm. hyoglossi* zu einem unpaaren Muskel sich aneinanderlegen, oder ein wenig nach der Seite verschoben, dem medial-ventralen Umfang des rechten oder linken *M. hyoglossus*, an der Vereinigungsstelle der beiderseitigen, eng angeschmiegt. Stets bestand

es nur aus wenigen colloidhaltigen Bläschen von typischem Schilddrüsenbau. Die Längenmaasse der Thiere, bei denen sich das accessorische Organ fand, betrugen 11 mm, 37 mm, 45 mm (Rumpflänge). Diese Thiere waren alles umgewandelte junge Fröschchen. Die bedeutendste Grösse erreichte das Organ bei einer in der Metamorphose befindlichen *Rana fusca* (Rumpflänge 14 mm, Schwanzlänge 22 mm; alle vier Extremitäten frei). Jedenfalls muss also mit dem Vorkommen wirklicher Nebenschilddrüsen beim Frosch gerechnet werden. Dass das fragliche Organ, das ich, wie gesagt, bisher immer nur in der Einzahl gefunden habe, sich aus der ursprünglichen Anlage abgespalten hat, scheint mir zweifellos (siehe Entwickelung).

Die Gebilde, die in der bisherigen Literatur manchmal als Nebenschilddrüsen bezeichnet werden, sind die Epithelkörperchen; sie haben mit der Schilddrüse nichts zu thun. Ebenso wenig besteht eine Beziehung des oben von mir als Nebenschilddrüse bezeichneten Organes zu den postbranchialen Körpern, die von de Meuron als *thyroides accessoires* bezeichnet worden sind. Epithelkörperchen wie postbranchiale Körper werden im nächsten Abschnitt zur Sprache kommen.

Bau. Ihrem Bau nach besteht die Schilddrüse aus einer Anzahl geschlossener Bläschen, deren Wandungen von einschichtigem cubischem Epithel ausgekleidet werden. Im Inneren enthalten die Bläschen colloide Massen. Die Bläschen werden durch Bindegewebe mit Blutgefässen von einander getrennt; sie lassen sich manchmal schon mit einer Nadel unter der Lupe isoliren. Der Bau der Froschschilddrüse entspricht somit dem der Schilddrüse anderer Wirbelthiere.

Auch in ihrer Function schliesst sich die Schilddrüse des Frosches den Schilddrüsen anderer Wirbelthiere an. Die chemische Untersuchung von Froschschilddrüsen, zwei, bezw. fünf Tage nachdem die Thiere innerlich Jodothyrin erhalten hatten, ergab die Anwesenheit von Jod in den Organen (Treupel). Damit ist also auch für den Frosch erwiesen, dass die Schilddrüse ein Organ ist, das Jod im Organismus zurückzuhalten und aufzuspeichern im Stande ist.

Entwickelung. Die Entwickelung der Schilddrüse von *Rana temporaria* hat zuerst W. Müller (1871) sehr genau beschrieben; die Schilderung Müller's wurde in den Hauptsachen von Goette für Bombinator, von de Meuron für Rana und Bufo, von Maurer für *Rana esculenta* bestätigt. Nach Müller und Maurer entsteht die Schilddrüse des Frosches bei Larven, die gerade das Ei verlassen haben, als unpaare mediane Ausstülpung des ventralen Schlundepithels in der Gegend der zweiten Schlundspalte (Fig. 5 auf S. 12). Dieselbe, zuerst hohl, wird bald solide und schnürt sich von ihrem Mutterboden ab. Von diesem wird sie dann durch die Entwickelung der Zungenbein-Copula getrennt. Theilung des anfangs unpaaren Zellhaufens in zwei Hälften, Ausbildung der definitiven Structur und Lage schliessen sich an. In ihrer Lagerung besitzt die Schilddrüse anfangs eine ganz nahe Beziehung zum Kiemenarterienstamm, resp. der vorderen Theilungsgabel des S-förmig gekrümmten Herzschlauches; später rücken sowohl das Herz mit dem *Truncus arteriosus* als auch die Schilddrüse rückwärts, aber das Herz in höherem Maasse als die Schilddrüse, so dass diese beim ausgebildeten Thiere (und auch schon in späterer Larvenperiode) weiter von der Theilungsgabel des *Truncus arteriosus* entfernt liegt. — Die Theilung des anfangs unpaaren Organes wird von Müller in Zusammenhang gebracht mit der Entwickelung eines hinteren Fortsatzes der Zungenbein-Copula, dem sich das Organ von vorn her anlagert. Maurer macht noch darauf aufmerksam,

dass zur Zeit, wo die unpaare Anlage der Schilddrüse Zwerchsackform annimmt, um sich dann zu theilen, Unregelmässigkeiten in ihrer Form häufig sind, so dass eine Hälfte grösser als die andere ist, oder auch auf einer Seite zwei Drüsenpackete sich finden. Später gleicht sich dies, nach Maurer, sehr rasch aus. — Ich kann die von Maurer hervorgehobenen Unregelmässigkeiten bei der Theilung des Organes bestätigen und glaube, dass in ihnen ein Moment gegeben ist, welches das gelegentliche Vorkommen einer Nebenschilddrüse zu erklären vermöchte. Auch Absprengung einzelner Bläschen von der Hauptmasse der Drüse findet man auf jenen Stadien manchmal. Die spätere charakteristische Lage des accessorischen Bläschencomplexes, medial und ventral vom *M. hyoglossus* (während die beiden Hauptorgane lateral von diesem Muskel liegen) findet darin ihre Erklärung, dass der hintere Abschnitt des *M. hyoglossus* sich erst spät, von vorn her, ausbildet. Dabei könnten sehr wohl einige Bläschen von dem Hauptorgane isolirt werden. Ob auch der Ausbildung der bleibenden Insertion des *M. sternohyoideus* eine Rolle bei dieser Abtrennung zukommt, vermag ich nicht zu sagen; dass bei diesem Vorgange manchmal einige Muskelfasern die Drüse durchwachsen, kann ich mit Maurer bestätigen. Aber bisher habe ich keine Präparate zu Gesicht bekommen, die den speciellen Modus der Abtrennung des accessorischen Organes und die Art, wie es zu seinem definitiven Lagerungsorte gelangt (um den medialen oder lateralen Umfang des *M. hyoglossus*?), illustriren könnten.

Zur Literatur über die Schilddrüse des Frosches. Als Schilddrüse des Frosches ist vielfach der „ventrale Kiemenrest“ beschrieben worden. So geschah es zuerst durch Carus (1818) und Huschke (1826); Simon (1844) und Leydig (1852 und 1853) schlossen sich dieser Auffassung an, und Leydig beschrieb ausserdem auch noch die beiden Epithelkörperchen als zu der „Schilddrüse“ gehörig. Dass diese als Schilddrüsen aufgefassten Gebilde von dem typischen Bau der Schilddrüsen anderer Wirbelthiere abweichen, ist aber Leydig bereits aufgefallen. Der ventrale Kiemenrest ist es auch, den Fleischl als „sogenannte Schilddrüse“ des Frosches bezeichnet, Toldt noch bestimmter als „fälschlich sogenannte *Glandula thyreoidea*“. Toldt betont, dass dieser Name für das fragliche Gebilde ganz ungerechtfertigt ist, und weiterhin, dass eine Schilddrüse „im wahren Sinne des Wortes“ bei den Batrachiern fehlt. Die wirkliche Schilddrüse des Frosches hat somit, wie es scheint, W. Müller (1871) zuerst gesehen und in ihrer Entwickelung verfolgt. Auch Baber hat das richtige Organ beschrieben und genauer seine Topographie festgestellt. Ausführlich wurden die *Glandula thyreoidea* und sämmtliche Schlundspaltenderivate der Amphibien behandelt durch Maurer (1888). Trotz dieser definitiven Klärung, die die Maurer'sche Arbeit in Bezug auf die fraglichen Organe gebracht hat, und trotz der Bestätigung, die Maurer's Auffassung durch S. Mayer erfuhr, ist doch auch neuerdings noch die wahre Schilddrüse des Frosches übersehen und eins der später zu schildernden lymphoiden Organe als Schilddrüse aufgefasst und geschildert worden. So von Bozzi (1895), dessen Irrthum bereits durch A. Kohn (1895) berichtigt worden ist, und von Bolau (1899). (Die auf S. 37 im Theil III der ersten Auflage dieses Buches gegebene Schilderung der Thyreoidea stimmt auch nur für den ventralen Kiemenrest, und ebenso ist auf Taf. I, Fig. 2 der älteren Auflage der ventrale Kiemenrest nebst den Epithelkörperchen als Schilddrüse bezeichnet. Dagegen könnte das ebenda auf Fig. 17 mit Thy. bezeichnete Knötchen die herauspräparirte und etwas aus ihrer Lage gebrachte wirkliche Schilddrüse darstellen. Daher habe ich auf der

fraglichen, zwecks Demonstration der Schallblasen wieder aufgenommenen, Figur (siehe oben Fig. 24 auf S. 62) die Bezeichnungen unverändert gelassen. Die genauere Topographie des Organes ergiebt sich aber erst aus Fig. 59, sowie aus Fig. 80 auf S. 139 des ersten Theiles.

F. Kiemenspalten- und Kiemenhöhlenderivate.

F. Kiemenspalten- und Kiemenhöhlenderivate.

Die hierher gehörigen Organe sind: der postbranchiale Körper, die Thymus, das Carotislabyrinth (die Carotidendrüse) und die Epithelkörperchen, sowie der ventrale Kiemenrest.

Sie alle besitzen nach Maurer genetische Beziehungen zu irgend welchen Theilen des Kiemenapparates, doch sind diese Beziehungen im Speciellen recht verschiedener Natur. Die Thymus und der postbranchiale Körper sind Organe, die, wie die Schilddrüse, schon bei Fischen neben den respiratorischen offenen Kiemenspalten bestehen, während die Carotidendrüse, die Epithelkörperchen und der ventrale Kiemenrest bei Fischen fehlen und als Organe anzusehen sind, deren Entstehung an eine Rückbildung des respiratorischen Kiemenapparates anknüpft. Diese Auffassung findet nach Maurer bei Rana ohne Schwierigkeit ihre Bestätigung in Bezug auf die Thymus, den postbranchialen Körper und den ventralen Kiemenrest, da die beiden erstgenannten Organe schon in früher Larvenperiode neben den offenen respirirenden Kiemenspalten auftreten, während der ventrale Kiemenrest erst bei der Metamorphose, mit der Rückbildung des Kiemenapparates, entsteht. Auffallend verhält sich, in Bezug auf die obige Vorstellung, die Entwickelung der Carotidendrüse und der Epithelkörper. Auch diese Organe entstehen bei Rana bereits in früher Larvenperiode. Trotzdem rechnet Maurer auch sie zu den Organen, die sich auf der Grundlage des sich rückbildenden respiratorischen Kiemenapparates bilden, also dessen Reduction voraussetzen. Diese Anschauung gründet sich auf das Verhalten bei den Urodelen, wo die genannten Organe in der That erst bei der Metamorphose entstehen. Den Grund, warum ihre Entstehung bei den Anuren in frühe Embryonalzeit zurückverlegt ist, sieht Maurer in dem Auftreten der inneren Kiemen der Anuren, die bei den Urodelen fehlen. Man kann in den fraglichen Organen (Carotidendrüsen und Epithelkörper) die früh rückgebildeten Rudimente der Kiemenplatten der Urodelen erblicken.

Die hauptsächlichsten Punkte aus der Entwickelung der genannten Organe wurden schon auf S. 12 und 13, im Anschluss an

die Darstellung der larvalen Schlundspalten, mitgetheilt. Auf die dort gegebene Schilderung, sowie auf das sie erläuternde Schema Fig. 5 sei hier noch besonders verwiesen. —

1. Der postbranchiale Körper.

1. Der postbranchiale Körper.

Der postbranchiale Körper (Maurer) stellt ein kleines plattovales bläschenförmiges Gebilde dar, das lateral vom *Aditus laryngis* unter dem Epithel des Bodens der Mundrachenhöhle gelagert ist. Genauer bestimmt ist seine Lage folgende. Er liegt dem caudalmedialen Umfang der Aorta an, unmittelbar nachdem dieselbe zwischen den beiden vorderen *Mm. petrohyoidei posteriores* hindurchgetreten ist, also auf der inneren (dorsalen) Fläche des *M. petrohyoideus posterior II.* Der laterale Rand des Organes ist an die Aorta angeheftet, der mediale Umfang ist dagegen frei und blickt in den ventralen Theil des *Sinus lymphaticus basilaris* (siehe Theil II, S. 503). Das Organ liegt somit vom *Aditus laryngis* ziemlich weit entfernt, lateral und vorn von dem Ursprung des *M. dilatator laryngis.* Bei Präparation von der Dorsalseite, also von der Mundrachenhöhle aus, ist es nach Entfernung der Schleimhaut leicht auffindbar.

Bau. Seinem Bau nach besteht das Organ aus einem grösseren oder mehreren (4 bis 6) kleinen Bläschen, die von hohem Cylinderepithel ausgekleidet sind und eine dünne Flüssigkeit, aber niemals Colloid enthalten. Die Zellen tragen zuweilen Flimmern (Maurer). Die functionelle Bedeutung des Gebildes ist gänzlich unbekannt.

Die Entwickelung des postbranchialen Körpers erfolgt nach Maurer etwas später als die der Schilddrüse in sehr früher Larvenperiode (bei *Rana esculenta* von 7 mm Länge). Er entsteht hier jederseits als Ausstülpung der ventralen Schlundwand, hinter der fünften Schlundfalte, zur Seite des *Aditus laryngis* (siehe Schema, Fig. 5 auf S. 12). Seine Wandung besteht aus mehrschichtigem sehr hohem Epithel, in dem sich wenig braunes körniges Pigment findet. Die Abschnürung des Bläschens erfolgt sehr rasch. Während der ganzen Larvenperiode bleibt es dicht unter dem Epithel der ventralen Rachenwand, dorsal und medial vom vierten Kiemenbogenknorpel, seitlich vom *Aditus laryngis* liegen. Colloid enthält es niemals. Auch die Metamorphose ändert an dem Bau und der Lage des Körpers nichts.

In vergleichender Hinsicht bieten die postbranchialen Körper grosses Interesse dar. de Meuron, der sie zuerst bei Rana und Bufo fand und hier ihre Entwickelung feststellte, homologisirt sie den Suprapericardialkörpern, die von van Bemmelen bei Selachiern beschrieben worden sind. Maurer hält diese Homologie für durchaus berechtigt, hat aber den Namen „postbranchiale Körper" eingeführt, um ihre Beziehung zu der Kiemenhöhle auszudrücken. Im Gegensatz zu van Bemmelen, der den Suprapericardialkörper für homolog einer Kiemenspalte auffasst, hält Maurer ihn für etwas von Schlundspalten Verschiedenes, vor Allem auf Grund der Thatsache, dass der Körper bei allen

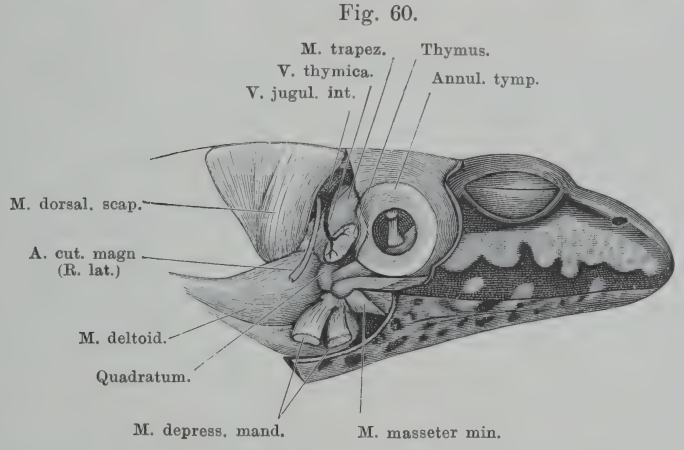
Wirbelthieren, wo er vorkommt, stets hinter der letzten Kiemenspalte entsteht, einerlei, ob dieses die vierte, fünfte oder sechste ist. Der postbranchiale Körper ist bisher bei allen Cranioten, ausser Cyclostomen und Teleostiern, nachgewiesen worden; bei manchen kommt er nur einseitig vor. Bei den Säugern bietet er das grösste Interesse wegen seiner Beziehungen zu der Schilddrüse, deren hintere paarige Anlage er darstellt. Er bildet hier Colloid aus und vereinigt sich bei höheren Säugern in manchen Fällen mit der medianen Schilddrüse. Genauer ist darauf hier nicht einzugehen. (Siehe die im Literaturverzeichniss erwähnte Arbeit Maurer's über die Schlundspaltenderivate von Echidna, die auch ausführliche Literaturangaben enthält.)

2. Die Thymus.

2. Die Thymus.

Die Thymus des Frosches (Fig. 60) ist ein kleines, länglich ovales Körperchen, das hinter dem *Annulus tympanicus*, vom *M. depressor mandibulae* bedeckt, liegt. Sein längster Durchmesser beträgt bei

Fig. 60.



Glandula thymus der rechten Seite. Der M. depressor mandibulae ist zum grössten Theile entfernt; nur seine Ansätze am Unterkiefer sind erhalten.

Rana esculenta von 8 cm Rumpflänge 3 mm; sein Querdurchmesser circa 1,5 mm. Der Körper liegt mit seinem medialen Umfang der Aussenfläche des *M. trapezius* (*M. cucullaris*) an und ist mit seiner Längsachse der Richtung des Muskels entsprechend gelagert. Der laterale Umfang der Thymus wird von dem *M. depressor mandibulae* bedeckt, und zwar nur zum Theil (hinten) von der oberflächlichen Portion dieses Muskels, die von der Dorsalfascie kommt, in der Hauptsache dagegen von der Portion des Muskels, die vom hinteren Arm des *Os tympanicum* und vom *Annulus tympanicus* kommt. Am hinteren Rande der Thymus zieht der *R. lateralis* der *A. cutanea magna* herab;

vor der Drüse verläuft der *R. hyomandibularis* des *N. facialis* (siehe Theil II, Fig. 41 und 83).

Die *A. thymica* kommt aber nicht aus dem *R. lateralis*, sondern aus dem *R. auricularis* der *A. cutanea magna*, und tritt von vorn her an die Thymus heran (Theil II, S. 288, Fig. 83 auf S. 289). Die Venen der Thymus sammeln sich am hinteren Rande des Organes in einer *V. thymica*, die nach hinten aufsteigt (dem lateralen Umfang des *M. cucullaris* anliegend) und sich in die *V. jugularis interna* einsenkt, cranial von der Einmündung der *V. vertebralis*. (Diese *V. thymica* ist bei der Schilderung der *V. jugularis interna* im Theil II vergessen worden. Sie würde auf S. 395 als Nr. 9, vor der *V. vertebralis*, ihre Stelle finden müssen. Auch in Fig. 118 auf S. 387 ist sie nicht mit dargestellt worden.) Der Raum, in dem die Thymus liegt, wurde auf S. 506 des zweiten Theiles als *Spatium thymicum* bezeichnet.

Altersverschiedenheiten. Nach den Untersuchungen von Maurer zeigt auch die Thymus des Frosches zu verschiedenen Altern eine verschiedene Grösse. Bei einem jungen Frosche von 2, 3 cm Länge (*R. esculenta* in Heidelberg), der seit etwa drei Monaten die Metamorphose überstanden hatte, war das Organ am mächtigsten; bei grösseren von 5 bis 7 cm Länge hatte es schon an Grösse abgenommen; in höherem Alter (*Rana esculenta* von 7 bis 8 cm) ist die Rückbildung noch ausgesprochener, das ganze Gebilde verkleinert sich und bekommt eine sehr stark höckerige Oberfläche. Mit diesen Veränderungen sind dann auch Veränderungen im histologischen Aufbau der Thymus verbunden.

Bau. Die Thymus des jungen Frosches zeigt den Bau lymphadenoider Organe, ohne Bildung besonderer Follikel. Aussen wird sie von einer bindegewebigen Hülle umgeben, von der aus ein feinmaschiges Reticulum sich in das Innere erstreckt. In den Maschen des letzteren liegen zellige Elemente, von denen die meisten klein und rundlich sind; zwischen diesen, regellos vertheilt, liegen grosse Elemente mit deutlichem Plasmakörper, ovalen Kernen, und meist eine concentrische Streifung zeigend. Häufig finden sich inmitten des gleichartigen Gewebes Cysten in regelloser Anordnung und von verschiedener Grösse. Ihre Wandung besteht in der Regel aus Cylinderepithel (Maurer); S. Mayer fand an Schnittpräparaten das Epithel der Cysten ebenfalls cilienlos, hält es aber für wahrscheinlich, dass auch die Flimmerzellen, die ihm nicht selten in frischen Präparaten zur Beobachtung kamen, aus der Epithelialauskleidung der Cysten stammten.

S. Mayer zufolge bietet auch die Thymus der Amphibien, wie alle lymphadenoiden Organe, eine ausserordentlich grosse Mannigfaltigkeit der in ihr vorhandenen geformten Elemente. Es hat nach Mayer keine Schwierigkeiten,

dieselben nach ihrer Grösse, dem Verhältnisse des Kernes zur Zellsubstanz, dem Aussehen und der Anzahl der Kerne u. s. w. zu schildern. Wohl aber erheben sich grosse Schwierigkeiten, wenn es sich darum handelt, die Bedeutung der einzelnen Elemente nach ihrem functionellen Werthe, ihrer Herkunft und ihrem endlichen Schicksal zu beurtheilen.

Von den Elementen der Froschthymus sind die auffallendsten die grossen Thymuszellen, die schon von vielen Beobachtern gesehen, aber sehr verschieden gedeutet worden sind. Fleischl, der sie 1870 wohl als Erster eingehend behandelte, hielt sie für Ganglienzellen, eine Anschauung, die von Afanassiew zurückgewiesen wurde. Afanassiew stellte dagegen die Vermuthung auf, dass jene Zellen aus den Blutgefässen ausgetretene, gequollene und metamorphosirte rothe Blutkörperchen seien. (An einer anderen Stelle vergleicht Afanassiew sie den concentrischen Körpern der Säugerthymus, die auf eine besondere Art durch Blutkörperchen verändert seien.) Watney (1882) findet die grossen Zellen in der Froschthymus ganz besonders zahlreich und betrachtet sie als den „*granular cells*“ der Säugethierthymus entsprechend. Gegen Afanassiew's Vorstellung polemisirt Maurer, der seinerseits die grossen Zellen als umgewandelte, der ersten Anlage des Organes entstammende Epithelzellen betrachtet. Zu einer noch anderen Auffassung schliesslich ist S. Mayer gelangt. S. Mayer findet, namentlich an Zupfpräparaten, dass die grossen Körper nicht nur concentrisch gestreift sein können, sondern dass an vielen derselben mehr oder weniger deutlich eine andere Art von Querstreifung zu constatiren ist, die sich als identisch mit der Streifung quergestreifter Muskelfasern herausstellt. Die Häufung der Beobachtungen führte dann zu dem Resultate, dass diejenigen grossen Körper, die eine deutliche Muskelstreifung zeigen, Sarcolyten seien, d. h. Zerfallsproducte quergestreifter Muskelfasern. Diese Elemente, die somit als „myogene Körper“ bezeichnet werden können, müssen secundär in die Thymus hineingelangt sein. In Betreff des weiteren Schicksales der myogenen Körper erwähnt Mayer, dass man leicht auf Bilder stösst, die für eine Umschliessung der myogenen Körper durch andersartige Elemente der Thymus (Bindegewebszellen) sprechen, wodurch zu einer weiteren Veränderung der ersteren der Anlass gegeben wäre.

Dass auch Reste der ursprünglichen epithelialen Anlage der Thymus hier und da in dem Organ vorkommen können, will S. Mayer nicht in Abrede stellen. Schliesslich weist Mayer auch noch darauf hin, dass auch in der Thymus des Frosches mitotische Processe und Erscheinungen des Austrittes gefärbter Blutkörperchen und nachträglicher Veränderungen der letzteren sich nachweisen lassen.

Im höheren Alter, bei Fröschen von 7 bis 8 cm Körperlänge, treten nach Maurer Rückbildungserscheinungen an der Thymus auf. Die Gefässscheiden werden mit kleinen Rundzellen infiltrirt, während das Thymusgewebe an vielen Stellen, besonders im Centrum, zu zerfallen beginnt, d. h. die Zellen verlieren ihre Tinctionsfähigkeit und lösen sich in moleculären Detritus auf. Es kommt damit zugleich zur Einschmelzung des reticulären Gewebes, wodurch pathologische Hohlräume im Inneren des Organes entstehen. Alsdann ist wieder eine Rinden- und eine Marksubstanz unterscheidbar. Im Mark bildet ein zellenarmes Bindegewebe die Hauptmasse; in diesem finden sich in ganz geringer Menge die grossen stark glänzenden Körper zerstreut. Dagegen erhält sich in der Rindenschicht ein lymphatisches productives Gewebe, welches in Form von lymphatischen Knötchen (Follikeln) zeitlebens bestehen bleibt. Diese Follikel

gleichen den gleichbenannten Gebilden in den Lymphdrüsen höherer Wirbelthiere. — Im Verlaufe der Rückbildungsvorgänge kommt es, nach Maurer, auch in der Frosch-Thymus, allerdings selten, zur Bildung concentrischer Körper, wie sie bei Sauropsiden und Säugern so häufig sind. — (Eine neuere Arbeit über die Structur der Frosch-Thymus, von Ver Eecke, war mir leider nicht zugänglich.)

Was schliesslich die Function der Thymus beim Frosche anlangt, so kann wohl die Production von Leukocyten als sicher angesehen werden. Auf das Vorkommen von Mitosen in der Thymus haben Cuénot wie S. Mayer aufmerksam gemacht. Die Beobachtungen von S. Mayer zeigen aber, dass die Function des Organes damit nicht erschöpft ist. Das Vorkommen von Sarkolyten zeigt, dass in der Frosch-Thymus Muskelfasern zu Grunde gehen. Die gleiche Beobachtung (Anwesenheit von Sarkolyten in der Thymus) ist auch von Schaffer bei *Lophius piscatorius* gemacht worden. S. Mayer's Beobachtungen weisen schliesslich auch noch auf eine hämatolytische Bedeutung der Thymus hin.

Zu sehr merkwürdigen und durch die anatomischen Befunde des Thymusbaues nicht erklärbaren Resultaten sind Abelous und Billard in Bezug auf die Function der Frosch-Thymus gelangt. Nach ihnen ist die Thymus ein für das Leben unentbehrliches Organ. Die Entfernung beider Thymusdrüsen hat zunächst schwere Störungen und nach verschieden langer Zeit (3 bis 14 Tage) den Tod des Thieres zur Folge. Die Störungen sind: a) „dynamisch“, d. h. es tritt Schwäche der Muskulatur auf, die sich bis zur vollkommenen Paralyse steigert; b) „trophisch“, und zwar bestehend in Entfärbung der Haut und in Hautulcerationen; c) Störungen des Blutes, Hydrämie, Oedem, Hämorrhagien, Veränderungen der rothen Blutkörperchen. — Den Tod sahen die genannten Autoren stets als unausbleibliche Folge der Entfernung beider Thymusdrüsen auftreten. Wurde nur eine Thymus entfernt, so traten die schweren Störungen nicht ein; die Thymus der anderen Seite zeigte dann einen gewissen Grad von Hypertrophie. Die beiden Autoren glauben, dass die ihrer Thymusdrüsen beraubten Frösche einer richtigen Autointoxication erliegen; die Thymus müsste somit normaler Weise die Function haben, gewisse toxische Substanzen im Organismus unschädlich zu machen.

Entwickelung. Die Entwickelung der bleibenden Thymus von *Rana esculenta* verläuft nach Maurer folgendermaassen. Eine dorsale Epithelknospe der zweiten Schlundspalte, d. h. der Hyobranchialspalte (siehe Fig. 5 auf S. 12) giebt den ersten Anstoss zu der Entstehung des Organes ab. Sie findet sich bei Larven von 6 mm Länge, die seit sechs Tagen das Ei verlassen haben, direct vor dem Gehörbläschen und anfangs in enger Nachbarschaft des *Facialis-Ganglions*. Nachdem sie sich von ihrem Mutterboden abgeschnürt hat, was sehr bald geschieht, rückt sie allmählich mehr nach hinten und ventralwärts, an den ihr später zukommenden Platz. Die histologische Differenzirung beginnt direct nach der Abschnürung der Thymusknospe. Das anfangs aus gleichartigen Epithelzellen gebildete Organ wird von mesodermalen Elementen durchsetzt, die von der äusseren bindegewebigen Hülle her eindringen. Sie bilden zuerst in Form von verästelten Zellen ein gleichmässiges Netzwerk, in dessen Maschen die Epithelzellen eingelagert sind. Sehr bald treten neben den Epithelzellen kleine Rundzellen auf, welche, von der Kapsel her eindringend, zunächst eine Rindenschicht bilden (Kaulquappen von 17 mm Länge), indess im Inneren aus den grossen Zellen eine Marksubstanz gebildet wird. Auch Blutgefässe dringen von der Kapsel aus in das Innere ein. Die Trennung einer Rinden- und einer

Marksubstanz ist aber nur ganz kurze Zeit möglich: dadurch, dass die Rundzellen gegen das Centrum weiter vordringen, erhält die Thymus wieder ein ganz gleichartiges Aussehen (Larven von 20 bis 25 mm Länge). Sie besitzt dann eine glatte Oberfläche, eine Hülle, ein feinmaschiges Reticulum im Inneren und in diesem zwei Arten von Zellen: die Rundzellen und die grossen Zellen, die Maurer im Hinblick auf die Entwickelung des Gebildes als die Epithelzellen der ersten Anlage auffasst. Diesen gleichartigen Bau behält die Thymus der Frösche während des Larvenlebens und ebenso nach der Metamorphose lange Zeit. Nur die Epithelzellen werden modificirt: einestheils gehen sie in grosse glänzende Zellen über, deren Körper eine concentrische Streifung zeigen, anderentheils formiren sie Cysten, welche mit Cylinderepithel ausgekleidet sind. (Die gegentheilige Auffassung Mayer's in Betreff der concentrisch gestreiften Zellen wurde oben erwähnt, ebenso wurden die weiteren Umwandlungen der Thymus bei erwachsenen Fröschen bereits besprochen.)

Nach Maurer schnürt sich embryonal auch von der ersten Schlundspalte, d. h. der Hyomandibularspalte, eine ähnliche, aber schwächere epitheliale Knospe ab, die aber bald wieder zu Grunde geht. Spemann konnte diese Knospe der ersten Spalte bei *Rana temporaria* nicht bestätigen und hält es für möglich, dass es sich um die Anlage der *Tuba auditiva* gehandelt habe.

Zur Literatur. Die Thymus des Frosches ist zuerst von Leydig (1852) richtig erkannt und beschrieben worden. Fleischl, Toldt und fast alle folgenden Untersucher schlossen sich Leydig in der Deutung des Organes an. Goette leugnete die Richtigkeit dieser Deutung für das fragliche Organ von Bombinator, schilderte aber im Uebrigen seine Genese in gleicher Weise wie nach ihm de Meuron und Maurer (Entwickelung von der zweiten Schlundspalte aus).

3. Die Epithelkörperchen.

3. Die Epithelkörperchen.

Die von Maurer als Epithelkörperchen bezeichneten Gebilde stellen jederseits zwei kleine eiförmige oder mehr rundliche Körperchen dar, die hinter einander dem lateralen Umfang der *V. jugularis externa* im *Sinus sternalis* anliegen (Fig. 59). Sie liegen vor der *A. carotis communis*, medial von der Carotidendrüse, zugleich medial und ventral von der *A. carotis externa*. Der *N. hypoglossus* zieht lateral neben den Körperchen nach vorn und ist mit dem vorderen gewöhnlich enger verbunden. Im Uebrigen liegen die Körperchen manchmal etwas weiter vorn, dem ventralen Kiemenrest sehr nahe, direct lateral von ihm, oder ihm sogar eingelagert; in anderen Fällen liegen sie weiter hinten, von dem ventralen Kiemenrest mehr entfernt. Der Durchmesser der grauröthlich oder gelblich aussehenden Knötchen beträgt etwa 1 mm bei erwachsenen Esculenten. Zu den Knötchen treten arterielle Zweigchen vom *R. musculo-glandularis* der *A. carotis externa*; die Venen gehen in die *V. jugularis externa*.

Gelegentlich ist die Zahl der Epithelkörperchen grösser als zwei; Maurer fand bei Fröschen nach der Metamorphose, wenn auch in

wenigen Fällen, drei Epithelkörper, entweder auf einer oder auf beiden Seiten.

Bau. Jedes Epithelkörperchen ist von einer derben fibrösen Kapsel umgeben und besitzt einen durchaus compacten Bau. Im Inneren finden sich, nach Maurer, sehr dicht gelagerte elliptische bis spindelförmige Kerne, die sich sehr intensiv färben. Die Zellen, denen diese Kerne angehören, sind keine Rundzellen, sondern längliche Elemente, die so dicht zusammenliegen, dass sie auf einem Schnitt durch das Organ spiralige Touren beschreiben. Sie sind epithelialer Herkunft. Die functionelle Bedeutung der Epithelkörperchen ist räthselhaft.

Entwickelung. Die beiden Epithelkörperchen bilden sich nach Maurer schon in früher Larvenperiode gleichzeitig mit der Entwickelung der inneren Kiemen. Sie gehen als solide Epithelknospen von den ventralen Enden der dritten und vierten Schlundspalte aus, d. h. von der Spalte zwischen dem I. und II., sowie von der zwischen dem II. und III. kiementragenden Bogen (siehe Fig. 4 auf S. 11 und Fig. 5 auf S. 12). Sie schnüren sich rasch ab und rücken dicht an einander, wobei sich das hintere dem vorderen nähert. Von der fünften Schlundspalte sah Maurer in frühen Stadien niemals ein Gebilde, das den beiden Epithelknospen entsprach, ausgehen; da sich jedoch nach der Metamorphose manchmal drei Epithelkörper auf einer Seite fanden, so hält Maurer es nicht für ausgeschlossen, dass auch an der fünften Schlundspalte hin und wieder eine solche Knospe sich bildet. Eine den Epithelkörperchen ähnliche Knospe der zweiten Schlundspalte giebt nach Maurer Anlass zu der Entstehung der Carotidendrüse.

Zur Literatur. Die Epithelkörperchen finden zuerst Erwähnung bei Ecker, der sie als Repräsentanten der Thymus, sowie bei Leydig, der sie mit dem ventralen Kiemenrest zusammen als Repräsentanten der Schilddrüse auffasst. (Leydig's erste Mittheilung geschah im Jahre 1852, Ecker's Darstellung findet sich im Wagner'schen Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 4, der die Jahreszahl 1853 trägt. Leydig selbst schreibt aber (1853) die Priorität der Entdeckung Ecker zu.) Dass sie in ihrem Bau vom typischen Schilddrüsenbau sehr abweichen, hat Leydig dabei schon hervorgehoben. Alsdann beschrieb sie Toldt und stellte sie ihrem Bau nach dem „ventralen Kiemenrest“ an die Seite, den Unterschied des letzteren sowohl von einer Schilddrüse wie von einer Thymusdrüse scharf betonend. Trotzdem sind die Körperchen lange Zeit unter der Bezeichnung „Nebenschilddrüsen“ gegangen. Erst Maurer hat ihre Genese festgestellt und damit die Thatsache, dass sie weder mit der Schilddrüse noch auch mit der Thymus oder dem ventralen Kiemenrest etwas zu thun haben, zur Gewissheit erhoben. Bemerkt sei noch, dass ähnliche Gebilde die Epithelkörperchen der Säuger sind, die auch unter dem Namen *Glandulae parathyreoideae* gehen. v. Ebner übersetzt diesen Ausdruck zweckmässig als „Beischilddrüsen“, um dadurch die rein topographische Beziehung zur Schilddrüse auszudrücken.

4. Carotislabyrinth oder Carotidendrüse.

4. Das Carotislabyrinth (*Labyrinthus caroticus*) oder die Carotidendrüse (*Glandula carotica*).

In der Hauptsache ist die sogenannte *Glandula carotica* wegen ihrer Beziehung zu der *A. carotis interna* schon auf S. 293 des zweiten Theiles behandelt worden. Ihre Erwähnung an dieser Stelle gründet

sich auf die Angaben, die Maurer von der ersten Entstehung des Organes gemacht hat. Letztere ist danach eine epitheliale, wenn auch an dem ausgebildeten Organe keine Spur einer epithelialen Natur mehr erkennbar ist. Wie auf S. 12 bereits erwähnt, wird nach Maurer die Carotidendrüse von Rana ursprünglich als ein solider epithelialer Zapfen angelegt, der sich vom Epithel des ersten kiementragenden Bogens, vom ventralen Ende der zweiten (d. h. der hyobranchialen) Schlundspalte aus entwickelt. Auf Grund dieser Beobachtung stellt Maurer die Carotidendrüse in eine Reihe mit den Epithelkörperchen, die als ähnliche epitheliale Zapfen von der dritten und vierten Schlundspalte aus entstehen, und hält ferner neuerdings noch (1899) an der Homologie der Carotidendrüse der Anuren mit dem gleichnamigen Organe der Säuger fest, für das er bei Echidna die gleiche Entstehung beschrieben hat. Andere Forscher bestreiten eine derartige Homologie allerdings durchaus und geben für den *Glomus caroticus* oder die *Glandula carotica* der Säuger eine ganz andere Genese an. Dass der Name „Carotidendrüse“ für das fragliche Organ beim Frosch ganz unzweckmässig ist, wurde schon Theil II, S. 294 betont; der von Zimmermann (1887) vorgeschlagene, neuerdings auch von A. Kohn gebrauchte Ausdruck: Carotislabyrinth scheint mir sehr geeignet, an seine Stelle gesetzt zu werden. Dabei sei hier zugleich noch nachträglich auf die Arbeit von W. Zimmermann über das fragliche Organ hingewiesen, die im zweiten Theil nur im Literaturverzeichniss aufgeführt wurde, aber im Text versehentlich unberücksichtigt geblieben ist.

Zimmermann unterscheidet an dem Organ einen proximalen Abschnitt als *Pars cavernosa*; daran schliesst sich eine *Pars capillaris* und dieser folgt die Zone der Carotis-Sammelgefässe, die sich zu zwei Hauptstämmen vereinen. Letztere fliessen dann zu der *A. carotis interna* zusammen, deren Blut somit die ganze *Pars capillaris* passirt hat. Die *A. carotis externa* entsteht mit drei Wurzeln aus dem Anfangstheil des Organes, d. h. aus der *Pars cavernosa*. Am histologischen Aufbau des Organes findet Zimmermann glatte Muskelfasern, Endothelzellen, lockeres Bindegewebe und Pigmentzellen betheiligt. Bezüglich der Function des Organes schliesst sich Zimmermann an Brücke an (Theil II, S. 293) und fügt noch hinzu, dass die Widerstände für das Blut in der *Pars capillaris* noch grösser seien als in der *Pars cavernosa*, weshalb die *A. carotis interna* noch später ihr Blut erhalten müsse als die *A. carotis externa*. Die *A. carotis interna* würde somit das höchst-arterielle Blut bekommen.

5. Der ventrale Kiemenrest.

5. Der ventrale Kiemenrest.

(Ventraler Kiemenrest, Maurer. Pseudothyreoidea, S. Mayer.)

Der ventrale Kiemenrest (Fig. 59 auf S. 205) stellt ein ovales oder fast kugeliges Körperchen dar, das in einer besonderen Nische des *Sinus lymphaticus sternalis* gelegen ist (siehe Theil II, Fig. 142 auf S. 514). Diese Nische findet sich dicht hinter dem *M. omohyoideus*, in dem Winkel, den dieser Muskel mit dem *M. sternohyoideus* bildet. Das Knötchen liegt hier lateral von der hinteren Ansatzportion des *M. sternohyoideus*, die zum *Processus postero-medialis* des Zungenbeines dorsalwärts zieht (Theil I, Fig. 79 und 80). Auch zu einigen anderen Gebilden besitzt der Körper wichtige Beziehungen: er liegt dem medial-ventralen Umfang der *V. jugularis externa* eng an, medial vom Stamm des *N. hypoglossus*, in einiger Entfernung vor dem Stamm der *A. carotis communis*. Der *R. sternohyoideus* des *N. hypoglossus* kreuzt das Knötchen an seinem Ventralumfange oder zieht hinter ihm vorbei. Der Stamm des *N. hypoglossus* zieht manchmal durch die Substanz des Organes (*Rana fusca*) hindurch.

Das Knötchen besitzt röthliche Farbe und zeigt auf seiner Oberfläche einige Einschnitte, durch die es oberflächlich gelappt erscheint. Die Grösse des Knötchens fand ich bei erwachsenen (circa 8 cm langen) Exemplaren von *Rana esculenta* meist 2 bis 3 mm im längsten Durchmesser. (Maurer bestimmte den Durchmesser bei einem 8 cm langen Exemplare von *Rana esculenta* auf nur 0,6 mm.)

Zu dem Knötchen tritt ein Zweig aus dem *R. musculo-glandularis* der *A. carotis externa* (siehe Theil II, S. 300; einen besonderen directen Ast der *A. carotis externa* habe ich nicht beobachtet). Eine grössere Vene verlässt den Körper an seinem lateralen Umfang und geht in die *V. jugularis externa*; sie ist je nach der engeren oder weiteren Anlagerung des Knötchens an die *V. jugularis externa* verschieden lang. Im Uebrigen erfordert das Verhalten der Gefässe zu dem Körper noch eine besondere Untersuchung: man sieht oft in seiner Umgebung eine reichliche Entwickelung von Gefässen; es scheint, dass Gefässe aus der Nachbarschaft (auch Venen) in ihn eintreten oder ihn durchsetzen können, wie auch eine Vermehrung der austretenden Gefässe vorkommt. Besonders bei todtchloroformirten Fröschen sind die Venen deutlich, und dann besitzt das Organ selbst eine rothe Färbung und lässt Gefässzeichnungen auf seiner Oberfläche erkennen.

Die Epithelkörperchen, oder doch das vordere derselben, liegen manchmal dem ventralen Kiemenrest an seinem lateralen Umfange eng an oder sind ihm sogar eingelagert.

Bau. Das als ventraler Kiemenrest bezeichnete Knötchen besitzt einen durchaus compacten Bau. Auf seiner Oberfläche wird es von einer fibrösen Hülle umgeben, die, soweit sie in den *Sinus sternalis* blickt, von Endothel bedeckt wird. Von der Kapsel gehen Fortsätze in das Innere des Organes. Im Inneren des Knötchens findet sich ein weites Blutgefässnetz, dessen Maschen von Zellsträngen ausgefüllt werden. Die Grundlage der Stränge bildet reticuläres Gewebe. Die Zellen, die dichtgelagert die Maschen desselben erfüllen, sind klein, mit spärlichem Protoplasma versehen und machen durchaus den Eindruck von Lymphzellen. Bei Fröschen in gutem Ernährungszustande fand Maurer viele Zellen, deren Kerne in Zerfall begriffen waren. S. Mayer macht auch für den „ventralen Kiemenrest" auf die Mannigfaltigkeit der Zellformationen, sowie auf die beträchtlichen individuellen Schwankungen aufmerksam, und hebt besonders noch zwei Momente hervor: einmal das Vorkommen mitotischer Processe in dem Organ, und zweitens das Vorkommen von Erscheinungen, die darauf hinweisen, dass hier aus dem Blutgefässsystem in individuell sehr variabler Weise gefärbte Blutkörperchen austreten und dann weiteren Veränderungen anheimfallen.

Das Verhalten der Blutgefässe im Inneren des Knötchens ist schon von Fleischl und von Toldt behandelt worden. Nach Toldt's Schilderung zerfällt der arterielle Gefässstamm, von einer Scheide der Umhüllungskapsel begleitet, ziemlich rasch nach seinem Eintritt in mehrere kleine Aestchen, die bald die morphologischen Attribute der Arterien verlieren und sich in ein weitmaschiges Netz von Röhren auflösen, welche in ihrem Lumen viel weiter erscheinen, als Capillaren gewöhnlich zu sein pflegen, der Beschaffenheit ihrer Wandungen und ihren vielfachen Anastomosen zufolge jedoch als Capillargefässe aufgefasst werden müssen. Aus diesem vielfach verzweigten Röhrensystem sammeln sich baumartig die venösen Gefässe zu einem kurzen Stämmchen, welches unweit des Eintrittes der Arterie und diese im Lumen weit übertreffend das Organ verlässt. (Hierzu muss ich bemerken, dass ich manchmal nicht eine Vene, sonderen mehrere aus dem Körper habe heraustreten sehen.) Toldt betont besonders, dass das Gefässsystem innerhalb des Organes ein allseitig geschlossenes ist, während Fleischl ein intermediäres Gefässsystem zwischen den Zellmassen des Organes (ähnlich wie es vielfach für die Milz angenommen wird) beschrieben hatte.

Bezüglich der functionellen Natur des Organes erklärten schon Fleischl und Toldt, dass es in die Kategorie der lymphoiden Organe zu stellen sei, und Toldt speciell begründet die Anschauung, dass es als lymphzellenproducirendes Organ aufzufassen sei, somit in gewisser Beziehung die Lymphdrüsen der Säuger, die bei den Fröschen keine Analoga haben, vertrete. S. Mayer ist geneigt, dieser Auffassung beizutreten; zugleich verdanken wir ihm die oben erwähnten Beobachtungen, die auf den Austritt und die nachträgliche Veränderung rother Blutkörperchen in dem Organe hinweisen.

Entwickelung. Die Entwickelung des ventralen Kiemenrestes ist genau zuerst von Maurer studirt worden, wenn auch interessanter Weise schon viel früher einmal seine Entstehung auf Grundlage des sich rückbildenden Kiemenapparates (im Speciellen freilich in unrichtiger Weise) ausgesprochen worden

ist (siehe unten). Der ventrale Kiemenrest besteht während des ganzen Larvenlebens noch nicht, sondern entwickelt sich erst bei der Rückbildung der Kiemen, d. h. bei der Metamorphose. Seine Bildung geht nach Maurer von dem vorderen Abschnitt der obliterirenden Kiemenhöhle aus, der zugleich am meisten ventral und medial liegt. Hier zeigt sich zuerst eine beträchtliche Verdickung des Epithels, zwischen dessen Elementen zahlreiche Rundzellen auftreten. So entsteht ein compactes Gebilde, das von den inneren Kiemenbüscheln ganz unabhängig ist und auch nach der Rückbildung dieser und dem Verschwinden der Kiemenhöhle erhalten bleibt. Es besteht seiner Genese entsprechend aus einem gemischten Gewebe (Epithel- und Rundzellen); die Rundzellen sind jedoch am zahlreichsten vorhanden.

Der ventrale Kiemenrest ist nach Maurer nicht das einzige Knötchen, das bei der Rückbildung der Kiemen auf Grundlage der obliterirenden Kiemenhöhle entsteht: daneben treten noch mittlere und dorsale Reste auf, die aber bei *Rana esculenta* wieder verschwinden. Die dorsalen Kiemenreste bleiben etwa ein Jahr erhalten als ein lymphatisches Knötchen, das direct unter der Haut hinter dem Gehörorgan liegt; die mittleren Kiemenreste verschwinden bei *Rana esculenta* noch rascher, bilden dagegen bei Bufo ein Organ, das dem ventralen Kiemenrest von Rana entspricht. Bei Bufo ist es andererseits gerade dieser ventrale Kiemenrest, der wieder verschwindet.

Zur Literatur. Das jetzt als ventraler Kiemenrest aufgefasste Gebilde wurde 1818 zuerst durch C. G. Carus von *Rana esculenta* beschrieben und abgebildet. Carus hielt es für die Schilddrüse; Huschke (1826, 1827) schloss sich ihm in dieser Deutung an, fand aber zugleich schon, dass das Organ erst bei der Metamorphose auftrete, und glaubt, dass es einen Rest der Kiemen („ein Ueberbleibsel der anfangs frei aus dem Hals hervorhängenden Kiemen") darstelle. Dass eine solche Beziehung des Körperchens zu den Kiemen nicht besteht, hat Maurer gezeigt; andererseits hat Huschke wohl als Erster Beziehungen des Knötchens zu dem sich rückbildenden Kiemenapparat vermuthet. Seiner Structur nach wurde der Körper von Leydig, Fleischl und Toldt untersucht, neuerdings von Maurer und S. Mayer. Ueber die bis in die Neuzeit wiederholt vorgekommene Verwechselung des Knötchens mit der Schilddrüse wurde bei dieser das Nöthige erwähnt; auf Grund dieser Verwechselung nannte S. Mayer den Körper geradezu: „Pseudothyreoidea". Die Bezeichnung „ventraler Kiemenrest" gab Maurer dem Körper auf Grund der Auffassung, zu der er in Betreff der Genese gekommen war.

G. Corpus propericardiale und Corpus procoracoideum.

G. Corpus propericardiale und Corpus procoracoideum.

Im Anschluss an die im vorhergehenden Abschnitt geschilderten Organe möchte ich hier auf zwei Körper aufmerksam machen, von denen bisher der eine, soweit mir bekannt, in der Literatur nur beiläufig, der andere überhaupt noch nicht erwähnt ist. Ihrer Natur nach dürften sie den lymphoiden Organen zuzuzählen sein, doch bleibt ihre specielle Function und Bedeutung noch zu ermitteln. Ebenso ist ihre Genese noch festzustellen.

1. *Corpus propericardiale.*

1. Corpus propericardiale.

Das unpaare *Corpus propericardiale* liegt in dem *Sinus sternalis*, vor dem Pericardium und auch noch vor den durch die vorderen Ecken der Arytänoidknorpel bedingten Vorsprüngen, ventral von der Vereinigungsstelle beider *Mm. hyoglossi* zu einem Muskel. Der Körper ist beim erwachsenen Thiere klein, länglich, mit seiner Längsachse quer gelagert. Abgebildet wurde er in Fig. 142 auf S. 514 des II. Theiles. Er sieht wie ein Fetthäufchen aus (was er beim erwachsenen Thiere auch ist), fällt aber häufig auf durch die zahlreichen Venen, die von und zu ihm in verschiedenen Richtungen verlaufen.

Von jeder Seite her tritt eine verhältnissmässig kräftige Arterie in den Körper, die ein Zweig des *R. musculoglandularis* der *A. carotis externa* ist und von der Gegend des ventralen Kiemenrestes her durch den *M. sternohyoideus* hindurch über den Ventralumfang des *M. hyoglossus* und des *M. geniohyoideus* (ventral vom *Processus posteromedialis* des Zungenbeinknorpels) in das *Corpus propericardiale* eindringt. Was die Venen anlangt, so wurde schon bemerkt, dass der Körper häufig durch die Menge der Venen auffällt, die an ihn heran- oder aus ihm heraustreten. Von vorn und hinten her dringen Venen aus der Nachbarschaft in ihn hinein, während nach beiden Seiten hin je eine kräftige Vene aus ihm heraustritt und mit der Arterie durch den *M. sternohyoideus* hindurch zu der Gegend des ventralen Kiemenrestes gelangt. Hier mündet sie in die *V. jugularis* ein (siehe Theil II, S. 385). Manchmal sieht man die Venen der beiden Seiten durch den Körper hindurch weit in einander übergehen. Zu dieser Vene steigt eine vom Pericard kommende Vene empor (*V. pericardiaca anterior*, Theil II, S. 386), die manche Verschiedenheiten des speciellen Verhaltens zeigt. So habe ich sie paarig oder unpaar gefunden. Unter den von vorn her in das *Corpus propericardiale* eintretenden Venen ist bemerkenswerth ein unpaares Gefäss, das zwischen beiden *Mm. hyoglossi* hervortritt.

Bei Thieren zu Beginn des Winterschlafes sind die Venen in der Umgebung des *Corpus propericardiale* manchmal wie umwickelt mit Fett, und dann finden sich auch zwischen dem eigentlichen *Corpus propericardiale* und der Herzbeutelbasis grössere Fettmassen.

Die Berechtigung, den kleinen Fettkörper an der Vereinigungsstelle beider *Mm. hyoglossi* für etwas Besonderes zu erklären, liegt in seinem Verhalten beim jungen Thiere. Hier ist er relativ grösser, als bei älteren Individuen und besitzt

lymphoide Structur. Der Querschnitt, der dorsalwärts concav, ventralwärts convex ist und rechts und links einen abgerundeten dorsalwärts gekehrten Rand zeigt, besitzt eine grosse Aehnlichkeit mit dem der beiden ventralen Kiemenreste, die dem *Corpus propericardiale* nahe benachbart sind. Wie jedes dieser beiden Knötchen ist auch das *Corpus propericardiale* (bei jungen Fröschen!) von einer Bindegewebskapsel umgeben und im Inneren von sehr zahlreichen weiten Gefässen durchsetzt, zwischen denen dichtgedrängt kleine zellige Elemente liegen. Bei *Rana fusca* von 45 mm Rumpflänge fand ich schon reichlich Fettzellen in ihm, und zwar in seiner dorsalen Hälfte. Später nehmen dieselben zu. An Schnitten durch das *Corpus propericardiale* einer *Rana esculenta* von 8 cm Rumpflänge finde ich vor allen Dingen sehr zahlreiche und weite Blutgefässdurchschnitte und in den Maschen zwischen den Gefässen in einem lockeren faserigen Grundgewebe grosse Fettzellen, aber nicht in dichteren Haufen, sondern die einzelnen gegen einander isolirt. Zellige Elemente, die auf die früher vorhandenen kleinen rundlichen Zellen bezogen werden könnten, sind in den mir vorliegenden Schnitten nur sehr spärlich vorhanden. Die Gefässe sind in der Hauptsache dünnwandig; doch sind die zwei starken dickwandigen Arterien gut erkennbar: sie treten an den beiden dorsalwärts gekehrten lateralen Rändern des Körpers ein.

Bezüglich der Genese des Körpers kann ich vorläufig nur bemerken, dass er erst im Anschluss an die Metamorphose entsteht, anfangs paarig erscheint, und dass der Anhäufung der zelligen Elemente die Bildung des faserigen Grundgewebes und des weitmaschigen Blutgefässnetzes vorausgeht. Die functionelle Bedeutung des Körpers ist somit nur eine vorübergehende, auf die Jugend des umgebildeten Thieres beschränkte.

Das *Corpus propericardiale* ist bereits an einigen anderen Stellen dieses Buches erwähnt worden. So in Theil II, S. 385 bei Erwähnung der aus ihm heraustretenden Vene, und ebenda, S. 514, bei Schilderung des *Sinus sternalis*. Dort ist er in Fig. 142 auch abgebildet. Statt *Corpus praepericardiale*, wie ich den Körper im zweiten Theil nannte, dürfte sich *Corpus propericardiale* wohl als besser empfehlen.

Bei Durchsicht der Literatur habe ich gefunden, dass John Simon offenbar den Körper schon gekannt hat. Simon beschreibt (1845) als Thymus des Frosches einen Fettkörper, der vor der Basis des Pericardiums gelagert sei, und erwähnt, dass derselbe bei jungen Thieren „the true structure of a thymus" habe, sowie dass seine Umwandlung in Fett schon früh vor sich gehe. In der Abbildung scheint allerdings Simon nicht nur das wirkliche *Corpus propericardiale*, sondern noch andere vor dem Herzbeutel gelegene Fettmassen dargestellt zu haben.

2. Corpus procoracoideum.

2. *Corpus procoracoideum.*

Als *Corpus procoracoideum* möchte ich einen Körper bezeichnen, von dem ich bisher in der Literatur keine Erwähnung gefunden habe. Er liegt zwischen dem Coracoid und dem Procoracoid, also in dem Fenster des ventralen Schultergürtelabschnittes. Seine Form ist der Hauptsache nach rundlich-scheibenförmig; durch Bindegewebsbalken, die ihn an das Coracoid und an das Procoracoid befestigen, erhält er ein mehr sternförmiges Aussehen. Er liegt ventral von dem

M. sternohyoideus, medial von dem *N. coracoclavicularis*, sowie der *A.* und *V. coracoclavicularis*, die alle drei lateral von ihm durch das Fenster des ventralen Schultergürtelabschnittes hindurchtreten (siehe Theil II, S. 174, 314 und 398). Die *A. coracoclavicularis* giebt einen Ast zu, die *V. coracoclavicularis* empfängt einen Ast von dem Körper. Ventralwärts wird der Körper von den dicken Brustmuskeln bedeckt (*M. coraco-radialis* und *Pars epicoracoidea* des *M. pectoralis*).

Makroskopisch betrachtet könnte der Körper für Fett gehalten werden. Die mikroskopische Untersuchung, wenigstens bei jungen Thieren, zeigt aber, dass er einen lymphoiden Bau besitzt. Meine Erfahrungen in dieser Hinsicht gründen sich auf *Rana fusca*. Hier finde ich ihn noch bei jungen Exemplaren von 4,5 cm Rumpflänge von beträchtlichem Umfange, so dass lateral von ihm nur eine kleine Lücke zum Durchtritt des Nerven und der Gefässe bleibt, an seiner Oberfläche von einer dünnen Bindegewebshülle bedeckt und im Inneren ausgezeichnet durch ein reichliches Blutgefässnetz, dessen Maschen mit kleinen Zellen vollgepfropft sind.

Ob auch dieser Körper im Laufe des späteren Lebens eine Fettmetamorphose erleidet, habe ich nicht verfolgt. Seine erste Bildung erfolgt jedenfalls früher als die des *Corpus propericardiale*; schon bei Larven, die noch langen Ruderschwanz und Kiemen besitzen, bei denen aber die vorderen Extremitäten schon durchgebrochen sind, ist er vorhanden. Genaueres bleibt festzustellen.

II. Apparatus urogenitalis.

A. Begriff. — Anordnung und Bedeutung der Organe des Apparatus urogenitalis.

Apparatus urogenitalis. A. Begriff. Anordnung und Bedeutung der Organe des Apparatus urogenitalis.

Zum *Apparatus urogenitalis* gehören zunächst die Excretions- und die Geschlechtsorgane selbst; anzuschliessen sind diesen dann noch die Nebennieren und die Fettkörper.

Das eigentliche Excretionsorgan bildet die Niere, an die sich als Ausführungsgang der *Ductus deferens* anschliesst. Beide *Ductus deferentes* münden gesondert in die Cloake ein, an deren ventraler Wand sich als besonderes Harnreservoir die Harnblase befindet. Mit der Niere in engem topographischem Zusammenhange findet sich die Nebenniere.

Die Geschlechtsorgane werden repräsentirt durch die Keimdrüsen und ihre Ausführungsgänge. Als Appendix an der Keimdrüse erscheint der Fettkörper, der wahrscheinlich auch eine engere functionelle Beziehung zu ihr besitzt.

Beim weiblichen Geschlechte sind die Excretions- und die Geschlechtsorgane im ausgebildeten Zustande völlig von einander unab-

hängig. Aus der weiblichen Keimdrüse, dem *Ovarium*, werden die Eier in die Bauchhöhle entleert und von hier aus durch die abdominale Oeffnung des *Oviductus* (des Müller'schen Ganges) aufgenommen. Dieser besorgt ihren Transport zu der Cloake, in die er einmündet. Der *Ductus deferens*, der sich der Niere anschliesst, ist hier lediglich *Ductus uriniferus*.

Anders beim männlichen Geschlecht. Hier münden die samenführenden Canälchen, die die männliche Keimdrüse, den Hoden, verlassen (die *Vasa efferentia testis*), in die Niere ein, und der Ausführungsgang der letzteren, der *Ductus deferens*, fungirt somit als Harnsamenleiter oder *Ductus uro-spermaticus*. Hier beim männlichen Geschlecht bestehen also zeitlebens sehr wichtige functionelle Verknüpfungen zwischen den Excretions- und den Geschlechtsorganen.

Ausser zu einander besitzen die Harn- und Geschlechtsorgane auch noch Beziehungen zur Leibeshöhle. Allerdings sind dieselben im ausgebildeten Thiere nur noch beim weiblichen Generationssystem beibehalten. Sie werden dadurch hergestellt, dass die Eier aus dem Eierstock, der eine Drüse ohne Ausführungsgang darstellt, in die Leibeshöhle fallen und von hier aus durch das freie *Ostium abdominale* des Oviductus aufgenommen werden. Die Excretionsorgane des ausgebildeten Thieres haben die Beziehung zur Leibeshöhle verloren, besassen sie aber während der Larvenzeit. Einen Hinweis auf diese Beziehung zeigt noch die Niere des erwachsenen Thieres in einer grossen Anzahl von Oeffnungen, mit denen die in den Leibesraum blickende Oberfläche des Organes bedeckt ist. Diese Nephrostomen oder Wimpertrichter führen bei der Larve aus der Leibeshöhle in die Harncanälchen, und die Leibeshöhle wird dadurch zu einem Reservoir, aus dem gewisse Stoffe nach aussen hin entfernt werden. Sie steht also im Dienste der Excretion. Bei der Metamorphose schliessen sich nun zwar nicht diese Oeffnungen, aber sie verlieren ihre Verbindungen mit den Harncanälchen und gewinnen dafür solche mit den Wurzeln der *Vena cava posterior* innerhalb der Niere. Alsdann bleiben die in der Leibeshöhle befindlichen Stoffe dem Organismus erhalten, und die excretorischen Vorgänge spielen sich lediglich im Inneren der Niere ab.

Die Beziehungen zwischen den beiden ihrem Wesen nach so differenten Organsystemen, wie dem Excretions- und dem Genitalsystem, sind aber noch viel innigere und ausgedehntere, als es die

ausgebildeten Zustände bei beiden Geschlechtern erkennen lassen. Sie prägen sich deutlicher in der Entwickelungsgeschichte beider Organsysteme aus. Die Entwickelungsgeschichte lehrt, dass von den Organen des Genitalsystemes nur die Keimdrüsen eine selbständige Entstehung und Bedeutung gegenüber den Excretionsorganen besitzen, dass dagegen die Einrichtungen, die der Abfuhr der Geschlechtsproducte dienen, beim Männchen wenigstens, genetisch an die Excretionsorgane anknüpfen und somit als Anpassungen der letzteren an eine neue Function aufzufasssen sind. Ob auch für den Ausführungsgang der weiblichen Keimproducte die gleiche genetische Beziehung zum Excretionssystem anzunehmen ist, ist nach neueren Angaben sehr zweifelhaft geworden. Die Entwickelungsgeschichte klärt zugleich die morphologische Stellung auf, die dem Excretionssystem des Frosches innerhalb der verschiedenen Zustände des Excretionssystems in der Vertebratenreihe zukommt. Sie lehrt das Vorhandensein eines primitiveren, transitorischen Harnorganes, der Vorniere oder des Pronephros, bei der Froschlarve kennen, und damit die Anlage eines Organes, das als das ursprünglichste Harnorgan der Wirbelthiere aufzufassen ist und das die Verknüpfung mit den Einrichtungen der Harnorgane bei Wirbellosen gestattet. Während sie aber so auf der einen Seite den Zustand des Excretionssystemes beim ausgebildeten Frosch als einen von einem primitiveren aus bereits abgeänderten erkennen lässt, deckt sie auf der anderen Seite auch die Unmöglichkeit auf, das Excretionsorgan des Frosches mit dem der höheren Wirbelthiere, der Amnioten, zu identificiren. Die bleibende Niere des Frosches ist eine Urniere oder ein Mesonephros, wie überhaupt die bleibende Niere der amnionlosen Cranioten, und sie steht in einem Gegensatz zu der bleibenden Niere der Amnioten, dem Metanephros oder der Nachniere. In dem Beibehalten der harnbereitenden Function documentirt die Urniere des Frosches einen primitiven Zustand gegenüber dem Verhalten bei den Amnioten, wo der Metanephros die excretorische Function allein übernimmt, und der Mesonephros daraufhin zwar nicht von vornherein fehlt, sondern noch zur Entstehung kommt, aber nur beim männlichen Geschlecht im Dienste der schon bei den Anamniern erlangten Beziehung zu den Geschlechtsorganen zeitlebens bestehen bleibt, während er beim weiblichen Geschlechte nebst seinem Ausführungsgang mehr oder minder rudimentär wird. Bekanntlich ist es der Nebenhoden der männlichen Amnioten, der aus der Urniere

hervorgeht, und im Anschluss an den der Urnierengang oder der *Ductus deferens* ausschliesslich als *Ductus spermaticus* functionirt.

Dem Gesagten zufolge werden gerade am Urogenitalapparat die ausgebildeten Zustände erst durch die Entwickelungsgeschichte voll verständlich, und so ist ein etwas näheres Eingehen auf dieselbe unerlässlich.

B. Fragmente aus der Entwickelungsgeschichte der Urogenitalorgane. Uebersicht der Entwickelungsvorgänge.

B. Fragmente aus der Entwickelungsgeschichte der Urogenitalorgane.

Uebersicht der Entwickelungsvorgänge. Wie zuerst Johannes Müller (1829) festgestellt hat, kommt den Larven der Frösche und Kröten ein provisorisches Harnorgan zu, das später wieder zu Grunde geht. Im Sinne der in neuerer Zeit für die Excretionsorgane der Wirbelthiere geschaffenen und heute gültigen Nomenclatur ist diese provisorische Niere als Vorniere oder Pronephros zu bezeichnen; ihr Ausführungsgang ist der Vornierengang (Segmentalgang), er mündet hinten in die Cloake ein.

Dieses provisorische Harnorgan wird im späteren Larvenleben ersetzt durch die bleibende Niere, die im Sinne der jetzt gültigen Nomenclatur als eine Urniere oder ein Mesonephros zu bezeichnen ist. Die Urniere behält den alten Ausführungsgang der Vorniere bei, der nunmehr als Urnierengang fungirt. Der drüsige Theil der Vorniere geht zu Grunde.

Zur Ausbildung eines der Amniotenniere (dem Metanephros) entsprechenden Organes kommt es bei den Anuren nicht.

Schon frühzeitig tritt die Urniere in Beziehung zu der inzwischen aufgetretenen Keimdrüse, die sich vom Epithel der Leibeshöhle aus entwickelt. Von der Urniere aus wachsen sprossenförmige Verlängerungen (Urnierenstränge, Genitalcanäle) in die Keimdrüse ein, die bei beiden Geschlechtern eine verschiedene Bedeutung erlangen. Beim männlichen Geschlecht stellen sie eine Verbindung zwischen dem Hoden und der Urniere her, durch die in der Folge das Sperma durch die Niere hindurch in den Urnierengang geleitet werden kann. Damit hat beim Männchen die Urniere eine doppelte Function erlangt: sie ist nun nicht mehr bloss Excretionsorgan, sondern ist zugleich in den Dienst der Keimdrüse getreten, Nebenhoden geworden, und der Vor- oder Urnierengang hat die functionelle Bedeutung eines *Ductus uro-spermaticus* erlangt. Die Herstel-

lung der Verbindungen mit den Hodencanälchen hat auf den Bau der Niere von *Rana esculenta* keinen weiteren umgestaltenden Einfluss; wohl aber ist ein solcher bei *Rana fusca* bemerkbar, indem hier die Harncanälchen der Urniere, die sich mit Hodencanälchen in Verbindung gesetzt haben, ihre ursprüngliche excretorische Function aufgeben und somit auch structurell verändert werden. Dies führt indessen nicht zu einer äusserlich erkennbaren Scheidung der Urniere in mehrere Abschnitte, sondern prägt sich nur in der inneren Anordnung und Gestaltung ihrer Elemente aus.

Auch beim weiblichen Geschlecht findet das Einwachsen der Urnierenstränge in die Keimdrüse statt, doch kommt es hier nicht zur Herstellung offener Verbindungen zwischen dem Ovarium und der Urniere, und die Urnierenstränge gehen, theilweise wenigstens, wieder zu Grunde.

Das Einwachsen der Urnierenstränge in die Keimdrüse ist eine Veränderung, die das Excretionsorgan im Dienste der Keimdrüse erleidet. Ein zweiter Vorgang, in dem ebenfalls eine Beeinflussung des Excretionssystemes durch das Genitalsystem gesehen worden ist, ist die Entstehung eines neuen Ganges, des Müller'schen Ganges. Neuere Angaben freilich lassen denselben selbständig vom Peritonealepithel aus entstehen, ohne jede Betheiligung des Vornierenganges (die früher angenommen wurde). Auch dieser Vorgang erfolgt bei beiden Geschlechtern. Während aber die directe Verbindung der Urniere mit der Keimdrüse nur beim männlichen Geschlecht zur vollen Ausbildung kommt und zur innigen functionellen Verknüpfung beider Organe führt, erfährt der Müller'sche Gang gerade beim weiblichen Geschlecht die grösste Entwickelung, bleibt aber beim Männchen normaler Weise zeitlebens rudimentär und ohne bisher erkennbare functionelle Bedeutung. Im weiblichen Geschlecht wird er dagegen zum Eileiter, erhält eine vordere Oeffnung, die in die Leibeshöhle mündet, und eine hintere selbständige Oeffnung in die Cloake. Damit ist den Eiern ein bestimmter Weg vorgezeichnet: aus dem Ovarium fallen sie später bei der Reife in den Raum der Leibeshöhle, und von hier aus werden sie durch den Müller'schen Gang in die Cloake und weiterhin nach aussen befördert.

In genetischer Beziehung zu den bisher genannten Organen steht nun schliesslich noch die Nebenniere, wenigstens der epitheliale, bei Weitem die Hauptmasse des Organes darstellende Antheil derselben, der auch auf Grund vergleichender Erwägungen als interrenales

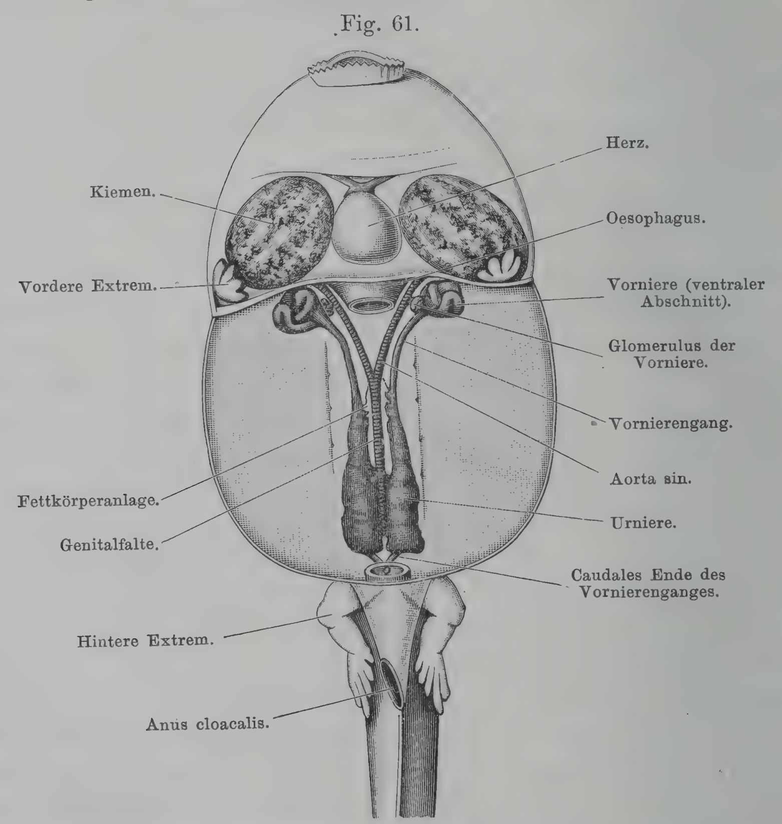
Organ bezeichnet wird. Elemente ganz anderer Natur, vom Sympathicus stammend, gesellen sich ihm später hinzu.

Im Nachfolgenden sollen zunächst die Vorniere nach Bau und Entwickelung, sowie die Entwickelung des Vornierenganges, des Müller'schen Ganges, der Urniere und der Nebenniere etwas ausführlicher dargestellt werden. Die Entwickelung der Keimdrüsen wird erst bei der Anatomie der Genitalien zur Sprache kommen.

Vorniere und Vornierengang.

Vorniere und Vornierengang. Die Vorniere auf der Höhe ihrer Entwickelung (*Rana fusca*, Larven von circa 12 bis 20 mm Länge) lässt unter-

Fig. 61.



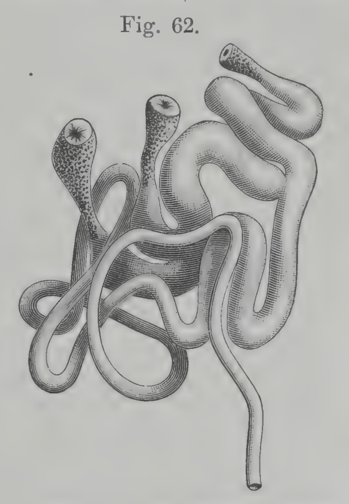
Vorniere, Urniere und Anlage der Keimdrüsen und Fettkörper bei einer 40 mm langen Larve von Rana fusca. Nach Marshall und Bles, 5 mal vergrössert. (Die Länge des Schwanzes, von dem hinteren Umfang des Cloaken-Afters bis zur Spitze, beträgt im Original 11 cm, war also in natura etwa = 22 mm, so dass die Länge des Thieres von der Schnauzenspitze bis zum hinteren Umfang des Anus etwa 18 mm betrug.) Vorniere nebst ihrem Glomerulus in Rückbildung begriffen, Urniere ausgebildet.

scheiden: 1. das eigentliche drüsige Körperchen oder die Vorniere selbst; 2. den Vornierengang, der sich an das hintere Ende der Vorniere anschliesst; 3. den Glomerulus der Vorniere.

Die Vorniere selbst stellt jederseits ein kleines drüsiges Organ dar, das

dicht hinter den Kiemen zur Seite der Wirbelsäule retroperitoneal gelagert ist. An ihm unterscheidet Fürbringer, dem ich im Nachfolgenden hauptsächlich folge, einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt. Der dorsale Abschnitt besteht aus drei vielfach gewundenen Canälen, den Peritonealcanälen, die sich mit ihren medialen Enden durch je eine Mündung in die Leibeshöhle öffnen, während sie sich lateral in einem Horizontalgang (Sammelgang) vereinigen (Fig. 62). Die drei trichterförmig erweiterten Mündungsstücke führen die Bezeichnung Peritonealcommunicationen (Nephrostomen, Trichter, Wimpertrichter, Innentrichter — der Vorniere). Von einem jeden der gewundenen Canäle gehen ferner eine Anzahl Blindcanäle aus. Der Horizontal- oder Sammelgang, in den die drei Peritonealcanäle einmünden, geht, ventralwärts umbiegend, in einen vielfach gewundenen Canal über, der, enger als die Canäle des dorsalen Abschnittes, den ventralen Abschnitt der Vorniere darstellt. Auch an ihm finden sich blinde Seitencanäle. Er geht schliesslich caudalwärts in den Vornierengang über, der, geschlängelt verlaufend, zwischen dem Ectoderm und dem parietalen Peritoneum hinzieht, um mit seinem caudalen Ende an der dorsalen Wand der Cloake auszumünden. Zwischen den Canälen der Vorniere finden sich zahlreiche Gefässe, die der *V. cardinalis posterior* angehören. Diese Vene tritt von hinten her, an der medialen Seite des Vornierenganges gelagert, in die Vorniere ein, löst sich hier in ein Gefässnetz auf und sammelt sich aus diesem vorn wieder, um dann zum *Ductus Cuvieri* zu verlaufen (siehe Theil II, S. 378 und 421). Nach Field hängt mit dem vorderen Ende der Vorniere noch eine zweite, dorsaler gelegene Vene zusammen, die nach vorn an den Kopf zu verfolgen ist (in der Lage der späteren *V. jugularis interna*). Das Bindegewebe, das die Vorniere umhüllt, bildet eine zum Theil pigmentirte Kapsel um das ganze Organ. Der Theil der Leibeshöhle, in den die Vorniere hineinragt, ist erweitert, und in ihn ragt ausserdem, der Vorniere und ihren drei Trichteröffnungen gerade gegenüber, von medial her, von der *Radix mesenterii* sich abhebend, ein gefässreicher Wulst, der Glomerulus der Vorniere, vor. Das dem visceralen Peritoneum zugehörige Epithel, das ihn bekleidet, besteht aus rundlichen, ungleich grossen, zum Theil pigmentirten Zellen, die ihm eine unregelmässig höckerige Oberfläche verleihen und wesentlich von den platten Epithelzellen des Peritoneums der Nachbarschaft differiren. Die Gefässe, die er enthält, hängen mit dem Aortenbogen seiner Seite zusammen (die Beziehungen zur Aorta ergeben sich aus Fig. 61).

Fig. 62.



Vorniere von Rana fusca aus einander gelegt. Nach M. Nussbaum.

Was den feineren Bau der Vorniere anlangt, so verdanken wir vor Allen M. Nussbaum und seinem Schüler Wichmann darüber die wichtigsten Aufklärungen. Die drei Wimpertrichter tragen ein wimperndes einschichtiges Epithel, dessen Elemente zudem sehr stark pigmentirt sind. Die langen Cilien sitzen den Zellen in Büscheln auf. Die Zellen der Peritonealcanäle (jenseits der Wimpertrichter) und des Horizontalganges besitzen ein gelblichbraunes

Aussehen (von eingelagerten gelben Pigmentkörnchen); die dem Canallumen zugewendete Seite der Zelle trägt einen Bürsten- oder Borstensaum. Das Epithel gleicht, wie Nussbaum zuerst hervorgehoben hat, ganz dem im zweiten Abschnitt der Harncanälchen der Urniere, und ist, wie dort, als specifisches secretorisches Epithel aufzufassen (siehe Urniere).

Auf den Horizontalgang folgt, nach Wichmann, zu gewissen Zeiten der Ausbildung der Vorniere ein von platten Zellen mit sehr langen Cilienbüscheln ausgekleidetes Schaltstück. Der ventrale (schmale) Theil der Vorniere besitzt ein Stäbchenepithel (Stäbchenzerfall an der Basis der Zellen), das zudem pigmentirt ist (wie im vierten Canalabschnitt der Urniere).

Diesen histologischen Befunden zufolge wird man annehmen dürfen, dass die excretorische Thätigkeit der Vorniere an zwei Stellen vor sich geht und in zweierlei Weisen sich abspielt: einmal dadurch, dass durch die Wimperzellen der Trichter Flüssigkeit, die von dem Glomerulus in die Bauchhöhle ausgeschieden ist, in die Vorniere und ihren Ausführungsgang hineingespült wird, und ferner dadurch, dass in den Canälen der Vorniere selbst Stoffe durch die Zellthätigkeit den umspinnenden Gefässen entnommen werden. Dabei ist von ganz besonderem Interesse der von Nussbaum gegebene Nachweis, dass hier in der Vorniere schon dieselben Zellformationen (Flimmer-, Bürsten-, Stäbchenzellen) sich finden, wie sie auch für die bleibende Niere, die Urniere, charakteristisch sind (siehe diese).

Was die Entwickelung der genannten Theile anlangt, so ist nach Mollier und H. H. Field die erste Anlage der Vorniere schon sehr frühzeitig erkennbar und zwar als ein solider Mesoblastwulst, der von dem parietalen Mesoblast zwischen Somiten und Seitenplatten ausgeht. Er erstreckt sich über drei Somiten (den 2., 3., 4. metaotischen Somiten; Marshall und Bles, Field) hinweg. Aus dem soliden Vornierenwulst entstehen der dorsale und der ventrale Theil der Vorniere. Durch Auseinanderweichen seiner Zellen und Aufreihung derselben zu Blättern gehen zunächst aus dem medialen Theil des Vornierenwulstes drei segmentale Abschnitte hervor, von denen jeder mit einem Somiten zusammenhängt, und im Inneren ein Lumen enthält, das nun als ein Divertikel der zugehörigen Somitenhöhle erscheint. Jedes dieser Divertikel mündet mit einem Trichter in den ventralen Abschnitt einer Urwirbelhöhle, da wo dieselbe in die unsegmentirte Leibeshöhle übergeht. Nach Abschnürung der Somiten von den Seitenplatten münden die Divertikel in den dorsalen Abschnitt der Leibeshöhle ein. Die peripheren Enden der Divertikel verschmelzen zu einem gemeinschaftlichen Längscanal (Horizontalcanal, Sammelrohr). Der Längscanal mit den drei Divertikeln, die zu langen Canälen auswachsen, bildet den dorsalen Theil der Vorniere. Aus einem kleineren ventrolateralen Abschnitt des ursprünglichen gemeinsamen Vornierenwulstes geht der ventrale Theil der Vorniere hervor, d. h. ein Canal, der mit dem Horizontalcanal des dorsalen Abschnittes in Communication tritt, anfangs gestreckt ist, dann aber sich zu einer S-förmigen Schleife umgestaltet, die ventral von dem dorsalen Vornierentheil liegt und an ihrem distalen Ende in den eigentlichen Vornierengang übergeht. Von dem Vornierengang nimmt ein vorderer Abschnitt, der im Bereiche der zwei auf die Vorniere folgenden Somiten zur Ausbildung kommt, seine Entstehung aus dem parietalen Mesoblast. Die Anlage dieses Abschnittes zeigt grosse Uebereinstimmung mit der Anlage der Vorniere selbst, nur ist ein Aufbau aus getrennten segmentalen Stücken nicht nachzuweisen. Ueber die Entwickelung des caudalen Abschnittes blieb Mollier im Unklaren: es war nicht genau zu ent-

scheiden, ob auch er in loco aus dem Mesoblast hervorgeht (wofür Field, sowie Marshall und Bles eintreten), oder ob er von dem vorderen Abschnitte aus durch freies Auswachsen nach hinten entsteht. Eine Betheiligung des Ectoderms an seiner Entstehung ist nach Mollier auszuschliessen. Jeder der beiden Vornierengänge bricht schliesslich für sich in die dorsale Wand der Cloake durch, und zwar in den zweifellos entodermalen Theil derselben (Field). Nach Marshall und Bles erfolgt der Durchbruch bei 4,5 bis 5 mm langen Larven von *Rana fusca*. Weitere Veränderungen der Vorniere selbst bestehen, nach Fürbringer, in einer Verlängerung der Canäle, die sich dementsprechend vielfach krümmen, und in einer Bildung neuer Blindcanäle durch Ausstülpung aus den bereits vorhandenen Canälen. Die Vermehrung der Windungen betrifft sowohl die Peritonealcanäle und den Horizontalcanal des dorsalen Theiles wie den Canalabschnitt, der den ventralen Vornierentheil bildet, und auch eine Bildung neuer Blindsäcke geht von letzterem aus. Der Ausführungsgang erhält nur im vorderen Theile mehrere flache Windungen. Das Epithel der Canäle ist anfangs hoch, flacht sich dann aber stark ab. Ausbildung von Bindegewebe und Gefässen zwischen den Canälen, sowie einer Kapsel um die Vorniere vervollständigen den Aufbau des Organes. Der Theil der Leibeshöhle, in dessen Bereich die Vorniere liegt, zeigt schon bei jungen Larven eine Erweiterung und vorübergehend schliesst sich dieser Theil auch von der übrigen Leibeshöhle ab. Die Bildung des Glomerulus geht in der Weise vor sich, dass im Bereiche der Vorniere sich aus dem dieser gegenüber liegenden visceralen Peritoneum eine Hervorragung erhebt, die immer prominenter wird und mit ihrer Wurzel dorsalwärts zur *Radix mesenterii* rückt, so dass sie schliesslich dem dorsalen Theile der Vorniere gerade gegenüber liegt, und selbst in die Peritonealmündungen derselben etwas hineinragt. Der Grad der Entwickelung des Glomerulus ist unabhängig von dem der Vorniere: er wächst in grösserem Maasse als die früh verkümmernde Vorniere. Die ihn bekleidenden Epithelzellen gehen frühzeitig eine eigenartige Differenzirung gegenüber den übrigen Zellen des visceralen Peritoneums ein (siehe oben). Die das Innere der Vorragung erfüllenden Spindel- und Blutzellen hingegen bilden sich erst in späteren Stadien zu mit dem Aortenbogen in Zusammenhang stehenden Gefässschlingen aus.

Das System der Vorniere, ihres Ausführungsganges und ihres Glomerulus repräsentirt während einer langen Zeit des Larvenlebens das einzige der Excretion dienende Organ. Wenn die Vorniere ihre höchste Entwickelung erreicht hat (*Rana fusca* von circa 12 mm Länge, nach Marshall und Bles), beginnt die Entwickelung eines neuen Organes, der Urniere, das bald die Function der Excretion übernimmt. Das Auftreten und die Entfaltung der Urniere hat die Verkümmerung der Vorniere und ihres Glomerulus im Gefolge. Nach Marshall und Bles zeigt sich dabei als Anfangserscheinung (bei circa 23 mm langen Larven von *Rana fusca*) eine starke, aber ungleiche Erweiterung der Vornierenschläuche, die Zellgrenzen werden undeutlich, Zellzerfall macht sich bemerkbar, Erscheinungen, die von den genannten Autoren als Folge der beginnenden Obliteration des Vornierenganges aufgefasst werden. Bei Larven von 40 mm (Fig. 61) ist die Vorniere stark verkleinert, doch sind die drei Peritonealcanäle noch in offener Communication mit der Leibeshöhle. Während der Metamorphose schreitet der Untergang der Vorniere rasch vorwärts; die drei Peritonealcanäle schliessen sich in der Reihenfolge von vorn nach hinten: der dritte bleibt somit am längsten offen, verschwindet schliesslich aber auch vollkommen. Bei Fröschen am Ende des ersten Jahres ist die Vorniere fast völlig verschwunden und be-

steht nur noch aus wenigen von Pigment umgebenen Zellen. Auch der Glomerulus beginnt bei Larven von circa 23 mm zu veröden; bei Fröschen am Ende des ersten Jahres ist er noch, wenn auch sehr klein, vorhanden, bei Fröschen des zweiten Jahres fehlt er.

Gleichzeitig mit der Vorniere selbst zeigt auch der Vornierengang Erscheinungen der Rückbildung; ja, wie oben bemerkt, betrachten Marshall und Bles die Veränderungen des Vornierenganges als Ursache der Erscheinungen an der Vorniere selbst. Die Rückbildungserscheinungen betreffen nur den vorderen, an die Vorniere sich anschliessenden Theil des Vornierenganges; der hintere Abschnitt wird vor ihnen bewahrt dadurch, dass sich mittlerweile die Urniere mit ihm in Verbindung gesetzt hat. In dem zwischen Vorniere und Urniere gelegenen Abschnitt des Vornierenganges aber wird das Lumen immer enger, die vorher platten Zellen werden hoch, cylinderförmig. Schliesslich, wenn der Schwanz der Thiere sich zum grössten Theile zurückgebildet hat, schnürt sich der Vornierengang völlig von der Vorniere ab und stellt dann einen vorn blind endigenden Strang dar, der vorn fast kein Lumen besitzt und erst im Bereiche der Urniere wieder ein solches zeigt. Vorstehende Darstellung der Rückbildungserscheinungen giebt die Befunde von Marshall und Bles, sowie von C. K. Hoffmann wieder.

Die Entwickelung der Urniere.

Die Entwickelung der Urniere. Die Urniere nimmt ihre Entstehung erheblich weiter caudal als die Vorniere, an der dorsalen Leibeshöhlenwand jederseits von der (unpaaren) Aorta, und zwischen dieser und dem Vornierengang. Hier entstehen die Urnierencanälchen, nach Marshall und Bles, bei Larven (*Rana fusca*) von 10 bis 12 mm Länge, d. h. zu einer Zeit, wo die Vorniere ihre höchste Entwickelung erreicht hat; und zwar als kleine Zellmassen in dem Mesoblast zwischen Aorta und Vornierengang (medial von letzterem), in einiger Entfernung von dem Peritoneum und ganz unabhängig von diesem. Diese Zellmassen sind zuerst segmental angeordnet. Sie höhlen sich dann, werden so zu kleinen Schläuchen, wachsen aus und brechen mit ihrem lateralen Ende in den Vornierengang durch. An ihrem anderen (medialen) Ende bildet sich je ein Nierenkörperchen (mit Bowman'scher Kapsel und Glomerulus), und ausserdem entstehen von den Schläuchen aus Auswüchse gegen das Peritoneum, die schliesslich durch dieses in die Leibeshöhle durchbrechen, die Wimpertrichter oder Nephrostomen. Die Ausbildung der Urnierencanälchen schreitet bei Rana von hinten nach vorn vor (Nussbaum, R. Wichmann).

Nach Ausbildung der Urnierencanälchen ist also der Vornierengang mit zwei drüsigen Gebilden verbunden: vorn mit der Vorniere, hinten mit der Urniere (Fig. 61). Wichmann hebt hervor (was auch die Darstellung von C. K. Hoffmann lehrt), dass die Nephrostomen oder Wimpertrichter der Urniere früher entstehen als die Glomeruli, und schon ein kräftig schlagendes Flimmerepithel besitzen, bevor die Glomeruli ausgebildet sind. Zu dieser Zeit werden sie also nur die Thätigkeit der Wimpertrichter der Vorniere unterstützen. In dem Maasse, als die letzteren veröden, treten die Wimpertrichter der Urniere ganz an ihre Stelle.

Weitere Umgestaltungen der Urnierenanlage sind nun: Auswachsen der Urnierencanälchen zu den langen, vielfach geschlängelten Harncanälchen der ausgebildeten Urniere, Entstehung neuer Canäle, Herstellung der Verbindungen zwischen der Urniere und der Keimdrüse, sowie im Anschluss daran Um-

bildungen in der Urniere bei *Rana fusca*, schliesslich die Veränderung in den Beziehungen der Wimpertrichter.

Ueber den ersten Punkt ist nichts weiter zu berichten. Der zweite, die Entstehung neuer Canäle, bedarf im Speciellen noch sehr der Untersuchung und Aufklärung. Die erste Anlage der Urnierencanälchen ist, wie hervorgehoben wurde, eine segmentale, metamere; es entspricht also je ein Urnierencanälchen einem Körpersegment. Dies ändert sich aber bald: die Urniere wird frühzeitig dysmetamer. Es treten also neue Harncanälchen auf, die sich zwischen die bereits vorhandenen einschieben, so dass alsdann auf ein jedes Körpersegment mehrere Urnierencanälchen kommen. Charakteristisch für diese jetzt neu entstandenen Urnierencanälchen ist, dass auch sie, wie die ursprünglichen metameren, eine selbständige Einmündung in den Vornierengang erhalten, und dass sie mit den ursprünglichen hinter einander in einer Reihe liegen. Im Verlaufe der weiteren Entwickelung treten dann aber noch in grosser Anzahl Urnierencanälchen auf, die sich anders verhalten: sie liegen nicht mehr in einer Reihe mit jenen früher entstandenen und sie verbinden sich auch nicht selbständig mit dem Vornierengang, sondern münden in die Endstücke der früher entstandenen Canäle ein, die damit zu Sammelröhren werden. Die Urnierencanäle mit selbständiger Ausmündung in den Vornierengang werden als primäre Urnierencanäle bezeichnet, die mit ihnen sich verbindenden als secundäre. In der ausgebildeten Urniere wird die Zahl der primären Canäle annähernd durch die Zahl der Sammelröhren ausgedrückt; sie ist recht beträchtlich. Ueber die speciellen Vorgänge bei der Bildung der Urnierencanälchen, die zu den allerersten, metameren, hinzukommen, fehlen specielle Angaben. Von den oben als secundär bezeichneten Urnierencanälchen nimmt Nussbaum (1897) an, dass sie durch Sprossung der Sammelröhren oder dorsalen Quercanälchen, d. h. der Endstücke der primären Urnierencanälchen, entstanden seien.

Was die Verbindung der Urniere mit den Geschlechtsdrüsen anlangt, so erfolgt dieselbe nach Nussbaum und C. K. Hoffmann dadurch, dass von den medial gelagerten Glomeruluskapseln aus sprossenförmige Verlängerungen („Genitalcanäle“ C. K. Hoffmann, „Geschlechtsstränge“ Autt.) in die Keimdrüse einwachsen. Dies geschieht beim Männchen wie beim Weibchen. Beim Männchen sind es nach Nussbaum sieben bis acht Glomeruluskapseln, von denen feine Schläuche als Ausbuchtungen in die zum Hoden werdende Keimdrüse eindringen, und, sich an ihren vorderen Enden baumartig theilend, eine Verbindung mit den aus den Urgeschlechtszellen hervorgegangenen Zellennestern eingehen (siehe Genitaldrüsen). Die Anlage der samenableitenden Wege existirt schon bei zweibeinigen Larven; die Verbindung mit dem functionellen Hodenparenchym kommt erst beim metamorphosirten Thiere Mitte August zu Stande, während in der Zwischenzeit alle Uebergänge beobachtet werden (Nussbaum). Innerhalb des Hodens bilden die Genitalcanäle, sich unter einander vereinigend, das intratesticuläre, und ausserhalb des Hodens, zwischen diesem und der Niere, das extratesticuläre Hodennetz. Die Canäle des letzteren haben auch die Bezeichnung *Vasa efferentia testis* erhalten (Bidder). Nach C. K. Hoffmann entsteht ferner schon in sehr frühen Entwickelungsstadien aus dem innerhalb der Niere gelegenen Theil der Genitalcanäle durch Sprossung und Verwachsung ein am medialen Nierenrande verlaufender Canal, der sogenannte Bidder'sche Längscanal. Dieser Längscanal bildet also eine noch intrarenale Vereinigung der Genitalcanäle, in kurzer Entfernung von den Glomeruluskapseln, aus denen die Genitalcanäle ihren Ursprung

nehmen. Bis hierher verhalten sich *Rana esculenta* und *Rana fusca* gleich; während aber *Rana esculenta* auf diesem Stadium stehen bleibt, tritt bei *Rana fusca* noch eine Weiterbildung ein. Sie betrifft das Verhalten der Glomeruli. Bei *Rana esculenta* bleiben die Glomeruli, aus deren zugehörigen Kapseln sich die Genitalcanäle entwickelt haben, erhalten, und die betreffenden Kapseln functioniren späterhin einerseits als harnbereitende Stätten, und andererseits als Aufnahme- oder Durchgangsstätten für das Sperma; bei *Rana fusca* werden dagegen die Glomeruli der fraglichen Kapseln rudimentär, gehen zu Grunde, und die Kapseln selbst werden, unter Aenderung ihres Epithelcharakters, zu den Ampullen, die eine harnbereitende Fähigkeit nicht besitzen. Ebenso verlieren die zu den metamorphosirten Kapseln gehörigen Harncanälchen ihren Charakter als harnbereitende Canäle und verkürzen sich dabei beträchtlich.

Eine bemerkenswerthe Thatsache, auf die C. K. Hoffmann besonders aufmerksam macht, ist es, dass der Längscanal sich durch die ganze Länge der Niere hin fortsetzt, obgleich der Hoden niemals, selbst nicht bei jungen Thieren, so weit nach hinten reicht. Es betheiligen sich somit, nach Hoffmann, nicht allein diejenigen Nierenkörperchen, die vorn im Bereich des Hodens liegen und mit diesem durch die Genitalcanäle in Verbindung treten, an der Bildung des Längscanales, sondern auch die Glomeruluskapseln, die weiter nach hinten reichen als der Hoden und am medialen Nierenrande gelagert sind. Genauer geht Hoffmann auf die Frage, wie dieser hintere Theil des Längscanales entsteht, nicht ein, es scheint aber nach seiner Schilderung, dass auch hier von den Glomeruluskapseln aus sprossenförmige Verlängerungen auswachsen und sich unter einander verbinden. Vielleicht liegt hierin, wie C. K. Hoffmann meint, eine Andeutung dafür, dass ursprünglich bei den anuren Batrachiern die Geschlechtsdrüse ebenso weit nach hinten reichte als die Niere, und beide Organe in ihrer ganzen Länge mit einander in Verbindung standen. Ob auch im Bereiche des caudalen Nierenabschnittes bei *Rana fusca* die mit dem Längscanal verbundenen Glomeruluskapseln sich nach Verödung des Glomerulus zu Ampullen umgestalten, wird nirgends besonders erwähnt (siehe Bau der Niere).

Was die Verhältnisse beim Weibchen anlangt, so wird das Verhalten der Genitalcanäle innerhalb des Ovariums bei diesem zur Sprache kommen; das extraovariale Netz der Genitalcanäle ist nach C. K. Hoffmann bei jungen Weibchen noch sehr deutlich nachzuweisen, scheint aber später zum grössten Theile wieder zu Grunde zu gehen. Dagegen bleibt der auch beim Weibchen gebildete Längscanal innerhalb der Niere erhalten.

Die letzte zu erörternde Veränderung im Bereiche der Urniere betrifft schliesslich die Nephrostomen oder Wimpertrichter. Auch ihre Zahl hat sich mit der Zahl der Urnierencanälchen vermehrt, d. h. alle Urnierencanälchen haben je eine Oeffnung in die Leibeshöhle vermittelst eines trichterförmigen Mündungsstückes erlangt. (An der erwachsenen Niere von *Rana fusca* sind über 200 solcher Mündungen gezählt worden.) Das andere Ende eines jeden Wimpertrichters steht anfänglich mit einer Glomeruluskapsel oder mit dem Hals eines Harncanälchens (d. h. dem Abschnitt, der unmittelbar auf die Glomeruluskapsel folgt) in offener Verbindung, wird aber (bei Larven von *Rana fusca* in der Grösse von 18 bis 20 mm, nach Wichmann) von hier abgedrängt und setzt sich alsdann mit einer Vene, die zum Wurzelgebiet der *V. cava posterior* gehört, in Verbindung. Dies geschieht, wenn die Glomeruli functionsfähig geworden sind, und bedingt wichtige functionelle Umgestaltungen. Ursprünglich stand auch die Leibeshöhle im Dienste der Excretion, und die in ihr befindlichen

Stoffe wurden durch die Wimpertrichter nach aussen — zunächst in die Urniere und den Vornierengang — befördert; nach jenen Umbildungen aber ist die Leibeshöhle nur noch ein grosser Lymphraum: die aus ihm durch die Wimpertrichter herausgespülte Flüssigkeit gelangt in die Venen, also wieder in den Kreislauf zurück. An die Stelle der Leibeshöhle sind die Glomeruli getreten. —

Die Kenntniss der zuletzt dargestellten, die Wimpertrichter betreffenden Thatsachen verdanken wir Nussbaum (1880; 1886); ausser bei Nussbaum selbst sind sie behandelt in der Arbeit seines Schülers Wichmann 1884.

Entstehung des Müller'schen Ganges. Urnierengang oder Ductus deferens.

Entstehung des Müller'schen Ganges. Urnierengang oder *Ductus deferens.* Ueber die Entstehung des Müller'schen Ganges bei Rana liegen zunächst die älteren Angaben von C. K. Hoffmann vor. Nach diesen beginnt die Bildung des Ganges erst nach vollendeter Metamorphose, wenn von einem äusseren Schwanze nichts mehr zu sehen ist. Ein Theil des Ganges entsteht durch Abspaltung von dem Vornierengang. Doch ist dies nur ein kleiner Abschnitt, und zwar in dem Gebiete zwischen Pro- und Mesonephros; der übrige, bei Weitem grössere Theil, nämlich das ganze *Ostium abdominale*, und der nach hinten bis zur Cloake sich fortsetzende Theil legt sich durch Neubildung, unter directer Betheiligung des Peritonealepithels an. Der Müller'sche Gang ist also anfangs sehr kurz und vorn wie hinten blind geschlossen, lateral vom Vornierengang zwischen Pro- und Mesonephros gelagert. An der Herstellung seiner vorderen Oeffnung hat der dritte Wimpertrichter der Vorniere, der zu dieser Zeit noch vorhanden ist, keinen Antheil, sondern diese Oeffnung entsteht, nachdem vorher das blinde Ende des Müller'schen Ganges mit dem die atrophirende Vorniere bekleidenden Peritonealepithel verschmolzen ist, das hier den Charakter eines hohen Cylinderepithels angenommen hat.

Im Anschluss an diese erste Durchbruchsstelle bildet sich aber, durch Einfaltung des erwähnten Bezirkes des Peritonealepithels, noch ein nicht unbeträchtliches Stück des Müller'schen Ganges. Es ist dies der Abschnitt, der die Lungenwurzel umgiebt und schliesslich ventral von derselben sich öffnet. Nach Hoffmann's Schilderung ist der ventral von der Lungenwurzel gelagerte Theil anfangs länger als später beim erwachsenen Thiere. (Vergl. die Schilderung und Abbildung des Oviductes beim erwachsenen Weibchen.) Der Müller'sche Gang des Männchens bleibt normaler Weise Zeitlebens rudimentär; der des Weibchens entwickelt sich zu dem eine beträchtliche Länge besitzenden Canal, der den Eileiter darstellt.

Von dieser Schilderung Hoffmann's weichen die neueren Darstellungen von Mac Bride und Jungersen darin ab, dass nach ihnen auch bei Rana der Müller'sche Gang durchaus selbständig aus dem Peritonealepithel, ohne Betheiligung des Vornierenganges, entsteht.

Der hintere Theil des ursprünglichen Vornierenganges bleibt als Ausführungsgang der bleibenden Urniere erhalten. Er führt nun auch die Namen Urnierengang, Wolff'scher Gang oder Leydig'scher Gang. Seiner morphologischen Natur nach entspricht er dem *Ductus deferens* der männlichen Amnioten, und mit diesem Namen ist er auch in der nachfolgenden Darstellung bezeichnet. Mir scheint diese Bezeichnung zweckmässiger als der Name Ureter, der auch häufig für den Ausführungsgang der Urniere des Frosches gebraucht wird, und zwar darum, weil „*Ductus deferens*“ in functioneller Hinsicht indifferenter ist und sich somit mehr zur Verwendung in rein morphologischem Sinne eignet. „Ureter“ hat einerseits in der Embryologie der Am-

nioten eine ganz specifische morphologische Bedeutung und wird hier sehr scharf von dem Urnierengang unterschieden; andererseits ist auch die functionelle Bedeutung viel schärfer in dem Worte ausgedrückt: er ist der Harnleiter κατ' ἐξοχήν, als solcher entstanden und ausschliesslich als solcher stets functionirend.

Die Entwickelung der Nebenniere.

Die Entwickelung der Nebenniere. Die Entwickelung der Nebenniere von Rana ist noch sehr unvollständig bekannt. Rathke hat wohl zuerst (1825) auf sie geachtet: er findet, dass „das goldgelbe Gefüge" der Nebennieren bei den ganz jungen Larven durchaus fehlt, sich aber schon gegen die Mitte des ersten Sommers entwickelt, indem anfänglich einzelne solche Flecken zum Vorschein kommen, dann sich ausdehnen und schliesslich unter einander verschmelzen. — Die feineren Vorgänge dabei wurden von Srdínko neuerdings beschrieben. Derselbe giebt an, dass die Nebenniere von *Rana fusca* sich etwas später entwickelt als die Urniere, und an circa 19 mm langen Larven zu beobachten ist. Seine Entstehung nimmt der grösste Theil ihrer Elemente aus dem Peritonealepithel auf der medialen Seite der Urniere. Die so entstehenden Zellmassen sind die, die später bei der Anatomie des fertigen Organes als Rindenzellen oder epitheliale Zellen erwähnt werden sollen. Zu ihnen gesellt sich eine zweite Kategorie von Elementen, über deren Herkunft Srdínko (wenigstens in dem deutschen Aufsatz) sich nicht weiter äussert; es heisst nur, dass sie an der dorsomedialen Seite des Mesonephros entstehen und von hier aus zwischen die zuerst entstandenen Elemente peritonealer Herkunft eindringen (Markzellen oder „chromaffine Zellen" der erwachsenen Nebenniere). Beachtenswerth ist weiterhin der Umstand, dass Ganglienzellen aus den sympathischen Ganglien in die Nebenniere eindringen. — Die weitere Entwickelung der Nebenniere geht erst bei umgewandelten Fröschen vor sich und erreicht ihr Ende bei ausgebildeten beiläufig 16 mm langen jungen Thieren von *Rana fusca*.

Aus den mitgetheilten spärlichen Daten ergiebt sich keine Berechtigung, die Nebenniere ihrer Genese nach den Urogenitalorganen anzureihen. Eine solche Beziehung wird aber doch vermuthet, allerdings nur für den Theil des Organes, der nach der oben gegebenen Schilderung seine Entstehung aus dem Peritonealepithel nimmt, und der die Hauptmasse der fertigen Nebenniere ausmacht. Semon glaubt, auf Grund der Entwickelung der Nebenniere bei Ichthyophis, diesen Theil der Nebenniere in eine Beziehung zur Vorniere bringen zu dürfen. Die peritoneale Bildungsstätte der Nebennierenstränge liegt nämlich in der caudalen Verlängerung des Leibeshöhlendivertikels, in das der Glomerulus der Vorniere hineinragt und in das sich die Vornierentrichter öffnen, und mehrere Erscheinungen bei Ichthyophis weisen darauf hin, dass die Nebennierenstränge als ein Umwandlungsproduct des distalen Abschnittes jenes Divertikels aufzufassen sind. Die ganze Vorniere und mit ihr das Leibeshöhlendivertikel hätten sich danach ursprünglich viel weiter nach hinten (bis zur Cloake) erstreckt.

Was den zweiten Bestandtheil der ausgebildeten Nebenniere (die chromaffinen Zellen) anlangt, über dessen Herkunft oben nichts angegeben werden konnte, so sprechen embryologische Thatsachen (Reptilien, Vögel, Säuger) dafür, dass derselbe vom Sympathicus stammt. Dieselbe Auffassung ergiebt sich auch aus vergleichend-anatomischen Befunden. Bei den Selachiern ist die Nebenniere ein rein epitheliales, vom Peritonealepithel stammendes Organ, das unpaar ist und als Interrenalkörper bezeichnet wird. Ohne jede engere Verbindung mit diesem finden sich dann noch paarig gelagerte, in der Mehrzahl vorhandene

Gebilde, die den sympathischen Ganglien angelagert sind, die Suprarenalkörper. Ihre zelligen Elemente entsprechen den Markzellen oder chromaffinen Zellen der Nebenniere der übrigen Vertebraten und stammen von den Zellen der Sympathicusganglien ab. Mit Rücksicht hierauf geht die Ansicht wohl der meisten Autoren dahin, dass die sogenannten „Rindenzellen" in den Nebennieren der Amphibien und Amnioten (die aber durchaus nicht topographisch eine „Rinde" des Organes zu bilden brauchen) dem Interrenalkörper der Selachier entsprechen, die „Marksubstanz" der Nebennieren höherer Vertebraten aber den Suprarenalkörpern der Selachier. Am schärfsten ist die Zugehörigkeit der Markzellen zum Sympathicus neuerdings von A. Kohn formulirt worden (siehe Anatomie der Nebenniere).

Zu einer ganz anderen Auffassung der Dinge ist, auf Grund von Untersuchungen an Selachiern und Säugern, neuerdings Aichel gekommen; die Besprechung derselben gehört aber nicht mehr hierher.

Zur Literatur.

Zur Literatur. Die Entdeckung der Vorniere der Anurenlarven verdanken wir Johannes Müller (1829). Allerdings war die Deutung, die Müller dem Organe gab, eine nicht ganz richtige. Wenn er auch seine Natur als ein provisorisches Harnorgan, das später wieder zu Grunde gehe, zutreffend erkannte, so irrte er darin, dass er es als die gleiche Bildung auffasste, die seiner Zeit von Caspar Friedrich Wolff beim Hühnchen entdeckt und von ihrem ersten genauen Untersucher, H. Rathke (1825), als Wolff'scher Körper oder falsche Niere bezeichnet worden war. Durch die von Joh. Müller aufgestellte Identificirung beider Organe, der embryonalen Amphibienniere mit dem Wolff'schen Körper der Amnioten, wurde der von Rathke aufgestellten Anschauung widersprochen, nach der die provisorische Amniotenniere oder der Wolff'sche Körper der definitiven Niere der Anamnier entspreche. In seiner grösseren Abhandlung (1830) beschrieb dann Müller noch an der inneren Seite des von ihm als Wolff'scher Körper aufgefassten Organes „ein ganz kleines Häufchen graulich weisslicher körniger Substanz", ein Gebilde, das 1846 von Bidder als ein Glomerulus gedeutet wurde. In der Zeit von 1830 bis 1875 sind ausserdem noch eine Anzahl grösserer und kleinerer Arbeiten über das Urogenitalsystem der Amphibien und seine Genese erschienen, unter denen vor Allen ausser der Abhandlung von Bidder (1846) noch die Arbeiten von Lereboullet (1851) und v. Wittich (1853) hervorzuheben sind. Bezüglich der von Joh. Müller angeregten Frage über die Natur des von ihm entdeckten drüsigen Organes gingen die Ansichten aus einander; so schloss sich Bidder der Ansicht Müller's an, während Andere an Rathke's Anschauung festhielten, wie z. B. Marcusen (1852) mit Bestimmtheit erklärte, dass in morphologischer Hinsicht nur die definitiven Nieren des Frosches den Wolff'schen Körpern der Amnioten entsprechen.

Erst im Laufe der Zeit wurde das Verhältniss der verschiedenen Harnorgane zu einander geklärt, vorzüglich durch W. Müller (1875), der den Begriff der Vorniere einführte und die Vorniere als das embryonale Harnorgan der Anamnier proclamirte, das somit zu der bleibenden Niere oder Urniere in ähnlichem Verhältniss stehe, wie bei den Amnioten die Urniere zur definitiven Niere. Den gleichen Standpunkt nahm auch Fürbringer ein, er ist seitdem der allgemein herrschende geworden.

Was die Entwickelung der genannten Organe bei den Anuren anlangt, so stammt die erste genauere, mit modernen Methoden ausgeführte Untersuchung darüber von Goette (1875), der in Bezug auf die Deutung noch der Johannes

Müller'schen Anschauung huldigt, also die larvale Niere von Bombinator als Urniere oder Wolff'schen Körper bezeichnet, die bleibende Niere aber der bleibenden Amniotenniere homolog erachtet. Der Goette'schen Arbeit folgten die umfassenden Untersuchungen von Fürbringer (1877 und 1878), die für Rana speciell das Vornierensystem in Bau und Entwickelung genau kennen lehrten. Die Entwickelung der Vorniere behandelten nach Fürbringer: Duval (1882; mir nicht zugänglich), C. K. Hoffmann (1886), Mollier (1890), Marshall und Bles (1890), H. H. Field (1891); über die Histologie und Function der Vorniere haben Nussbaum (in verschiedenen Arbeiten von 1877 bis 1886) sowie Nussbaum's Schüler R. Wichmann berichtet. Die Entwickelung der Urniere von Rana ist von Nussbaum, Wichmann, C. K. Hoffmann, sowie von Marshall und Bles verfolgt worden. C. K. Hoffmann verdanken wir auch die erste eingehende Schilderung der Entstehung des Müller'schen Ganges der Anuren. Neuerdings ist die letztere von Mac Bride und Jungersen behandelt worden.

Die Kenntniss des gesammten Urogenitalsystemes der erwachsenen Anuren, im Vergleich mit den Verhältnissen bei den übrigen Amphibien, ist vor Allem durch Spengel (1876) ausserordentlich gefördert worden.

Am spärlichsten ist das Beobachtungsmaterial, das über die Entwickelung der Nebenniere vorliegt, und erneute Untersuchungen hierüber wären sehr wichtig.

Im Vorstehenden wurden nur die hauptsächlichsten der Arbeiten aufgeführt, die speciell auf Rana Bezug haben und die Entwickelung und allgemeine Morphologie der Vor- und Urniere, sowie der mit beiden in genetischem Zusammenhang stehenden Organe behandeln. Eine sehr genaue Literaturzusammenstellung hierüber bis 1877 gab Fürbringer (1877). Von neueren umfassenderen Darstellungen des Urogenitalsystemes der Vertebraten, in denen auch die Verhältnisse bei den Anuren gewürdigt werden, mögen noch genannt sein: die Arbeit von Semon (1891), sowie der kritische Aufsatz von Rückert (1892).

C. Harnorgane.

C. Harnorgane (Organa uropoëtica).

1. Die Nieren.

1. Die Nieren (Renes).

Makroskopische Verhältnisse.

Makroskopische Verhältnisse.

Die Nieren stellen zwei längliche, schmale und platte Körper von braunrother Farbe dar, die retroperitoneal zu beiden Seiten der Wirbelsäule gelagert sind. Sie lassen je eine ventrale und eine dorsale Fläche, eine mediale und eine laterale Kante, sowie eine vordere und eine hintere abgerundete Spitze unterscheiden. Ihre Längsachse liegt in longitudinaler Richtung; die vordere Spitze entspricht etwa dem Gelenke zwischen siebentem und achtem Wirbel, der grösste Theil des Organes liegt somit zur Seite des Steissbeines, ventral vom *M. coccygeoiliacus* und vom *Plexus lumbosacralis.* Der laterale Nierenrand ist leicht convex gekrümmt, manchmal mit einigen wenigen Einziehungen versehen; der mediale Rand läuft ziemlich

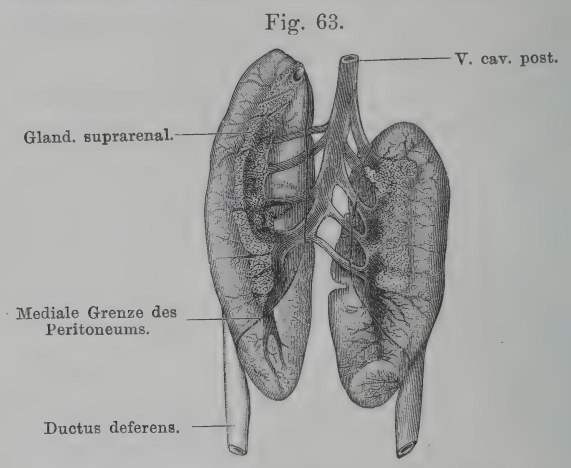
geradlinig, ist aber durch mehrere tiefe Einschnitte gekerbt, die sich auch als oberflächliche Furchen noch eine kurze Strecke weit auf die Ventralfläche der Niere fortsetzen können. Die medialen Ränder beider Nieren kommen einander so nahe, dass sie sich stellenweise sogar ventral von der Wirbelsäule (resp. dem Steissbein) berühren. Am lateralen Rande, im hinteren Drittel des Organes, beginnt der freie Theil des *Ductus deferens*, d. h. des Harnleiters, der beim Männchen zugleich Samenleiter ist.

Der Längsdurchmesser der Niere beträgt etwa das Drei- bis Vierfache des Querdurchmessers. Bei erwachsenen *Ranae esculentae* von 8 cm Rumpflänge beträgt der Längsdurchmesser etwa 15 bis 20 mm, der grösste Querdurchmesser etwa 5 bis 6 mm. Dabei ist aber zu bemerken, dass die Niere sich nach beiden Enden sehr stark verschmälert und selbst zugespitzt endet. Nicht selten trifft man asymmetrische Ausbildung der beiderseitigen Organe, wovon Fig. 63 ein Beispiel bietet.

Die beiden Flächen des Organes besitzen kein ganz gleichmässiges Aussehen. Die dorsale Fläche ist die einfachere; sie ist glatt und glänzend (von der Endothelauskleidung des *Sinus subvertebralis*, in den sie blickt) und lässt auf dem braunen, mit zerstreuten schwarzen Pigmentzellen bedeckten Untergrunde die zierlichen baumförmigen Verästelungen der *Vv. renales advehentes* erkennen. Die ventrale Fläche ist unregelmässiger gestaltet. Zunächst wird ein grosser Theil von ihr bedeckt durch die im frischen Zustande goldgelben Zellstränge der Nebenniere. Ein medialer und ein oft schmälerer lateraler Streifen, sowie etwa das hintere Drittel der ventralen Nierenfläche bleiben stets, das Gebiet der vorderen Spitze bleibt manchmal unbedeckt von der Nebenniere. Der laterale unbedeckte Streifen ist glatt und zeigt nur dünne oberflächliche Wurzeläste der *Vv. renales revehentes*; ähnlich der vor der Nebenniere unter Umständen frei bleibende Abschnitt. Von dem medialen Gebiet bildet ein schmaler Randstreifen das eigentliche Hilus-Gebiet der Niere: hier treten die *Aa. renales* zu und die *Vv. renales revehentes* von der Niere; beim Männchen dringen hier auch die *Vasa efferentia testis* in die Niere ein. Zwischen diesem Hilus-Gebiet und der Nebenniere liegt entsprechend den vorderen zwei Dritteln der Niere noch ein Streifen der ventralen Nierenoberfläche, der vom Peritoneum überzogen ist, und durch die oberflächlich verlaufenden Anfänge der *Vv. renales revehentes* in einzelne Felder getheilt wird. Die Anfänge der

Vv. renales revehentes kommen aus dem Gebiet der Nebennierenstränge hervor (siehe Venen der Niere). Das hintere Drittel der Niere wird ventral nicht mehr vom Peritoneum überzogen; es lässt gewöhnlich die hinterste *A. renalis* und die hinterste *V. renalis revehens* oberflächlich gelagert erkennen. Mitunter setzt sich auch ein ganz kurzes Stück der Nebenniere hierher fort. Manchmal findet man, dass von

Fig. 63.



Asymmetrisch ausgebildete Nieren bei einem Männchen von Rana esculenta. Zweimal vergrössert, Ventralansicht. Die Arteriae renales, sowie die Vasa efferentia testis sind weggelassen und nur die Venae renales revehentes und der Anfang der V. cava posterior sind dargestellt. An der Spitze der rechten Niere ist die vorderste V. venalis revehentes abgeschnitten, man blickt hier in den venösen Sinus der ventralen Nierenfläche hinein. Die mediale Grenze des Peritoneums ist auf beiden Nieren angegeben.

einem der Ränder des hinteren Abschnittes aus sich Aeste der Nierenpfortader auf die Ventralfläche erstrecken, und dann sieht das betreffende Gebiet aus, wie von der Dorsalfläche auf die Ventralfläche herumgewachsen (siehe Fig. 63, linke Niere).

Abgesehen von dem schmalen medialen Hilus-Streifen und dem ganzen hinteren Drittel wird die Ventralfläche der Niere vom Peritoneum überzogen. Soweit dieses Gebiet nicht von der Nebenniere bedeckt ist, findet sich auf ihm eine grosse Anzahl kleiner Oeffnungen, die Oeffnungen der Wimpertrichter oder der Nephrostomen. Ihre Grösse ist verschieden, doch sind sie fast immer erst, am besten nach vorheriger Chromsäurebehandlung (Spengel), mit der Lupe erkennbar. Sie erscheinen alsdann als kreis- oder schlitzförmige Oeffnungen, die von einem kleinen Wall umgeben sind. Was die Vertheilung der Trichteröffnungen anlangt, so werden, wie schon Spengel zeigte, und Wichmann bestätigte, bei *Rana fusca* die grösseren Gefässe, die in die Nierenoberfläche einschneiden, von mit-

unter sehr grossen Trichteröffnungen begleitet. Kleinere, bisweilen aber auch ziemlich grosse Löcher finden sich auf den durch die Gefässe gebildeten Inseln der Oberfläche. Spengel hebt noch hervor, dass bei *Rana fusca* vor Allem die medial von der Nebenniere gelegenen, durch die Gefässe von einander getrennten Felder wie besäet mit Oeffnungen sind, während solche an dem schmalen Streifen, der zwischen der Nebenniere und dem Harnleiter liegt, spärlicher vorhanden sind. Was die Zahl der vorhandenen Trichteröffnungen anlangt, so zählte Fr. Meyer bei einem erwachsenen Männchen von *Rana fusca* auf einer Niere 195, bei einem anderen auf einer Niere 120, bei einem erwachsenen Weibchen 150 auf einer Niere; Spengel fand, ebenfalls bei *Rana fusca*, Nieren mit 250 Oeffnungen und darüber. Die Schwankungen in der Zahl erklären sich, wie schon Spengel erkannte, daraus, dass häufig mehrere Oeffnungen von einem gemeinsamen Rande umwallt werden und nun als ein sehr grosses Loch erscheinen. Die Zahl der äusserlich sichtbaren Oeffnungen entspricht also nicht der Zahl der wirklich in die Niere hineinführenden selbständigen Trichtercanäle (siehe unten), und je kleiner die Oeffnungen erscheinen, desto zahlreicher werden sie sein, und umgekehrt.

Der *Ductus deferens* liegt am lateralen Nierenrande; sein vorderstes Ende ist in die Nierensubstanz hinein versenkt; in der Mitte der Niere etwa wird er an der Dorsalfläche lateral sichtbar, am hinteren Drittel beginnt er sich von der Niere frei zu machen. In den Anfang des freien Abschnittes münden noch ein oder einige wenige Röhrchen ein, die aus dem hinteren Theil der Niere heraustreten; es sind Sammelröhren (dorsale Quercanäle), deren Endabschnitte sich von der Niere frei machen. Bidder und Leydig haben sie schon von *Rana fusca* abgebildet (s. Fig. 69), Disselhorst hat neuerdings wieder (für *Rana esculenta* und *fusca*) auf sie aufmerksam gemacht; ich selbst kann sie für *Rana esculenta* bestätigen. Von den zahlreichen feinen Bindegewebssträngen, die das hintere Drittel der Niere mit dem *Ductus deferens* verbinden, unterscheiden sie sich durch ihre Dicke und ihr Aussehen. Um sie zu sehen, muss man den *Ductus deferens* von der Niere abziehen, eventuell (bei dorsaler Betrachtung) die in seiner Nachbarschaft verlaufende *V. renalis advehens princeps* entfernen.

Gefässe der Niere. Die Niere empfängt Blut von zwei Seiten und von zweierlei Qualität: einerseits arterielles aus den *Aa. renales* und andererseits venöses aus den Nierenpfortadern.

Die *Aa. renales* sind Aeste der *Aa. urogenitales* (Theil II, S. 330). Sie treten an die Ventralfläche der Niere, meist in kurzer Entfernung von dem medialen Nierenrande (in dem Hilus-Gebiet), heran und laufen dann ziemlich oberflächlich gegen den lateralen Nierenrand hin, wobei sie sich verzweigen. Sie bedingen mehr oder minder tiefe und lange Furchen der Nierenoberfläche. In grösster Ausdehnung verfolgbar ist die hinterste, über die Ventralfläche des hinteren Nierendrittels hinwegziehende Arterie. Die specielle Anordnung dieser Arterien und ihr Verhalten zu den Keimdrüsenarterien wurde im II. Theil geschildert.

Die grobe Anordnung der Gefässe des Pfortaderkreislaufes der Niere wurde in Theil II auf S. 416 ff. geschildert. Die Venen, die ihr Blut in die Niere ergiessen, wurden dort als *V. renalis advehens princeps* oder kurzweg *V. portae renis* (= *V. iliaca communis*) und als *Vv. renales advehentes secundariae* (*V. dorso-lumbalis*, resp. *Vv. intervertebrales* oder *V. coccygeo-iliaca* als selbständige Aeste jener, sowie *Vv. oviducales* beim Weibchen) unterschieden. Die *V. renalis advehens princeps* tritt von hinten her, dorsal vom *Ductus deferens*, an den lateralen Nierenrand, die *Vv. renales advehentes secundariae* streben eben dahin, von lateral her. Alle genannten Venen vereinigen sich in der *V. Jacobsonii* (*V. collectrix*), die am lateralen Nierenrande, auf der Dorsalfläche, entlang läuft. Aus dieser Vene gehen dann die eigentlichen *Vv. renales advehentes* hervor, die oberflächlich an der dorsalen Nierenfläche gegen den medialen Nierenrand hin verlaufen. Sie, wie ihre ersten Verzweigungen, sind makroskopisch auf der Dorsalfläche der Niere leicht erkennbar.

Aus den Capillargebieten der Niere sammelt sich das Blut in den Wurzeln der *V. cava posterior*. Diese beginnen auf der Ventralfläche der Niere als weite, sehr oberflächlich gelagerte Gefässe, die unter einander bogenförmig zusammenhängen und geradezu einen venösen Sinus formiren. Von ihm gehen die von der Ventralfläche der Niere aus abtretenden *Vv. renales revehentes* aus medialwärts zur *V. cava posterior*. Bei Anfüllung der Venen, sei es mit Blut, sei es mit Injectionsmasse, ist der Sinus leicht erkennbar, er wird begleitet und zum Theil ventral überlagert von den goldgelben Zellsträngen der Nebenniere (Fig. 63).

Gratiolet hat (1853) die Ansicht geäussert, dass der Nierenpfortaderkreislauf die Bedeutung habe, die Niere zu einer die Unzulänglichkeit der Lungen und überhaupt der respirirenden Organe ergänzenden Thätigkeit zu befähigen.

Die respirirenden Organe genügten zwar zur Oxydation, aber nicht zur Depuration des Blutes.

Nerven der Niere. Die sympathischen Nerven für die Niere stammen vor allen Dingen aus dem *Plexus urogenitalis* (Theil II, S. 226) und treten mit den *Aa. urogenitales* an die Niere heran. Auch aus den *Nn. splanchnici* wurden Zweige zum vorderen Theil der Niere beobachtet (siehe ebenda).

Verhalten der Niere zum Peritoneum und zum *Sinus subvertebralis*. Die Niere liegt retroperitoneal an der dorsalen Wand der Leibeshöhle, das Peritoneum zieht ventral von ihr hinweg. Die dorsale Fläche der Niere ist mit der Wand der Leibeshöhle nicht enger verbunden, sondern blickt frei in den grossen *Sinus subvertebralis*, der sich ventral von der dorsalen Leibeshöhlenwand ausbreitet und der auch das hier befindliche Peritoneum als *Membrana subvertebralis* abhebt. In die *Membrana subvertebralis* ist die Niere also gewissermaassen eingeschaltet.

Der *Sinus subvertebralis* dehnt sich aber nicht nur an der Dorsalfläche der Niere aus, sondern hebt auch von einem Theil ihrer Ventralfläche das Peritoneum ab. Somit erhält nur ein kleiner Bezirk der Niere einen eng anliegenden Ueberzug von Seiten des Peritoneums. Es sind dies die vorderen zwei Drittel der Ventralfläche, mit Ausnahme eines schmalen medialen Streifens. Die mediale Grenzlinie des Peritonealüberzuges (Fig. 63) beginnt an der cranialen Spitze der Niere hart am medialen Rande und zieht von hier aus über die Ventralfläche caudalwärts, wobei sie etwas lateralwärts zurückweicht. Etwa auf der Grenze zwischen dem mittleren und dem hinteren Drittel der Niere biegt sie lateralwärts um und zieht quer zum lateralen Nierenrande. Hier biegt sie gewöhnlich an dem *Ductus deferens* caudalwärts um; manchmal geht sie aber cranialwärts in die laterale Grenzlinie des Peritoneums an der Niere über. Diese zieht längs des lateralen Nierenrandes entlang, um an der vorderen Nierenspitze wieder in die mediale Grenzlinie umzubiegen. Somit blicken in den *Sinus subvertebralis*: das hintere Drittel der Niere allseitig, die ganze Dorsalfläche und ein schmaler, 1 bis 2 mm breiter medialer Streifen der Ventralfläche der vorderen zwei Drittel. Von den in den Lymphsinus blickenden Theilen der Nierenoberfläche gehen sehr viele feinere und stärkere Balken aus, die die Niere mit den Begrenzungswänden des Sinus und den übrigen in dem Sinus gelegenen Theilen verbinden. Mitunter setzt die *Membrana subverte-*

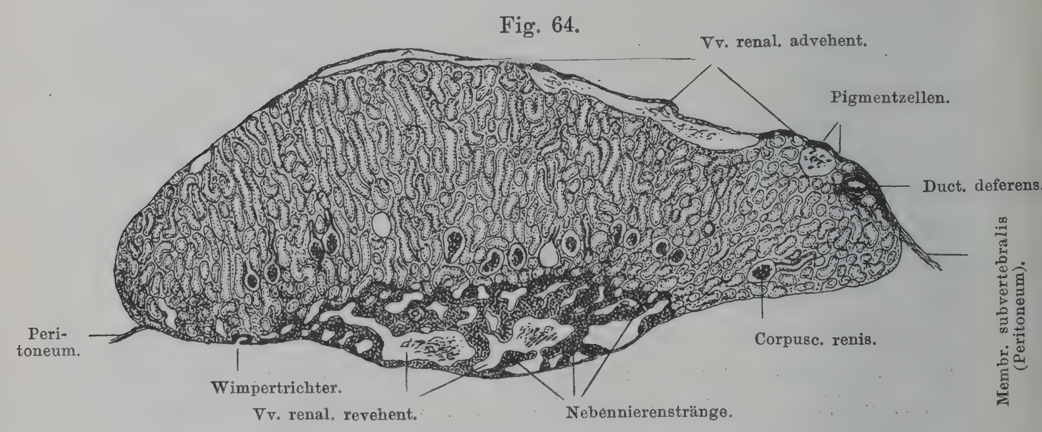
bralis nicht hart am lateralen Rande an, sondern weicht etwas auf die Dorsalfläche, medial vom lateralen Rande, ab. So manchmal an der vorderen Spitze. Dann blickt also noch ein ganz schmaler Bezirk der Dorsalfläche der Niere in die Peritonealhöhle. Soweit die Niere in den *Sinus subvertebralis* blickt, machen sich auf ihr die schwarzen Pigmentzellen bemerkbar, die der Auskleidungsmembran des Sinus angehören.

Bau der Niere.

Bau der Niere.

Die Niere des Frosches ist eine tubulöse zusammengesetzte Drüse; ihr Gangsystem wird durch die Harncanälchen repräsentirt, die schliesslich in den *Ductus deferens* einmünden. Beim Männchen treten auch die samenableitenden Canäle (*Vasa efferentia testis*, Bidder)

Fig. 64.



Querschnitt durch den vorderen Theil der Niere von Rana esculenta ♀. 32mal vergrössert. Die dorsale Fläche der Niere blickt nach oben, die ventrale nach unten.

in die Niere ein und vereinigen sich mit den Harncanälchen. So gelangt auch der Samen in den *Ductus deferens.* Die Art, wie, und der Ort, wo die Vereinigung der samen- und harnableitenden Wege stattfindet, ist bei *Rana esculenta* und *Rana fusca* verschieden.

Die Nierencanälchen werden durch sehr spärliches interstitielles Bindegewebe, in dem auch die Gefässe und Nerven verlaufen, von einander getrennt. Reichlicher ist dasselbe am lateralen Nierenrande vorhanden, wo in ihm der *Ductus deferens* eingebettet ist. Die ventrale Oberfläche der Niere wird zu einem grossen Theile von den Strängen der Nebenniere bedeckt, die zwischen den weiten Bluträumen der *Vv. renales revehentes* angeordnet sind. Eine schärfere Trennung zwischen den Nebennierensträngen und den Harncanälchen

besteht nicht. Soweit die Niere nicht von der Nebenniere bedeckt ist (also an der ganzen Dorsalfläche, einem lateralen und medialen Streifen der Ventralfläche, sowie dem ganzen hinteren Drittel der Ventralfläche) wird sie von einer fibrösen Kapsel überzogen, die theils von dem Epithel der Peritonealhöhle, theils von dem Endothel des *Sinus subvertebralis* bekleidet wird (siehe S. 243). Auf der Dorsalfläche verlaufen dicht unter der Kapsel die *Vv. renales advehentes* mit ihren groben Verzweigungen. Zugleich finden sich hier in der Kapsel selbst schwarze Pigmentzellen in verschiedener, oft sehr grosser Anzahl (Fig. 64). Die Ventralfläche, auch im hinteren Nierendrittel, wo sie in den *Sinus subvertebralis* blickt, ist frei davon, wenn nicht, was gelegentlich vorkommt (s. S. 240), sich auf sie die Dorsalsubstanz gewissermaassen umrollt. Alsdann finden sich auf diesem umgerollten Gebiet ausser Verzweigungen der *Vv. renales advehentes* auch Pigmentzellen. Vielfach lässt sich constatiren, dass die Pigmentzellen sich an die Venen halten, derartig, dass jedes Venenästchen von zwei Reihen von Pigmentzellen eingefasst wird. Nach Analogie mit den Verhältnissen in anderen Organen (siehe z. B. Lunge) kann man daran denken, dass dadurch der Verlauf der Lymphbahnen der Niere angedeutet ist. Auf den vom Peritoneum überzogenen Abschnitten der Ventralfläche finden sich schliesslich noch die Oeffnungen der Wimpertrichter.

Das besondere Interesse, das die männliche Froschniere in Folge ihrer functionellen Doppelnatur besitzt, hat gerade dieses Organ besonders häufig zum Untersuchungsobject wählen lassen, so dass ihr Hauptaufbau wohl als geklärt angesehen werden kann. Dagegen kann dasselbe noch nicht von der weiblichen Niere, die nur Excretionsorgan darstellt, gesagt werden. Natürlich ist in ihr der Verlauf und die Anordnung der nur Harn producirenden Canäle ebenso wie in der männlichen Niere; eine Schwierigkeit erwächst aber aus dem von Bidder festgestellten und von Spengel bestätigten, übrigens auch entwickelungsgeschichtlich begründeten Vorhandensein des sogenannten Längscanales, der beim Männchen zu den Samenwegen gehört. Sein Verhalten beim Weibchen bedarf noch der Aufklärung.

Zur Literatur. Ueber den Bau der Froschniere liegt eine ziemlich beträchtliche Literatur vor. Sieht man von älteren Beobachtungen ab, so stammen die ersten genauen und eingehenden Angaben über die Harncanälchen selbst, ihre Anordnung und ihren Bau, sowie über die Gefässverhältnisse von Bowman (1842). Vieles von dem, was Bowman in seiner bekannten fundamentalen Abhandlung angegeben und zur Untersuchung angeregt hatte, ist in der Folgezeit gerade an der Froschniere geprüft worden, nachdem sich gezeigt, dass dieselbe in den Hauptpunkten mit der Niere der höheren Wirbelthiere übereinstimmt. Der von manchen Seiten anfangs erhobene Widerspruch gegen Bowman's Darstellung von dem Zusammenhang der den Glomerulus umgebenden

Müller'schen Kapsel (— von Joh. Müller zuerst entdeckt —) mit dem Harncanälchen mag hier nur kurz erwähnt werden, er hat nur noch historische Bedeutung. Aber auch für diese Frage hat die Froschniere wiederholt das Untersuchungsobject abgeben müssen. Das von Bowman beobachtete Flimmerepithel des Halses wurde sehr bald von mehreren Seiten bestätigt (Bischoff 1843, Gerlach 1845). Schwieriger war die Entscheidung über das Verhältniss des Glomerulus zu der Müller'schen, oder wie sie nun meist genannt wird, Bowman'schen Kapsel. Während Bowman selbst der Ansicht war, dass der Glomerulus nackt in der Kapsel läge, wurde von Reichert und besonders von Bidder (1846) die Vorstellung vertreten, dass der Glomerulus der Kapsel nur angelagert sei, und dass somit diese, mit structurloser *Tunica propria* und Epithel, über ihn hinwegziehe. Das richtige Verhältniss: die Durchbohrung der *Tunica propria* der Kapsel durch das ein- und austretende Glomerulusgefäss und das Vorhandensein einer blossen Epithellage auf dem Glomerulus, wurde durch Gerlach, Carus, Kölliker, Leydig u. A. festgestellt. Für die Kenntniss vom Bau der Froschniere speciell bedeutet den wichtigsten Fortschritt die von Bidder aufs Neue gemachte Feststellung von dem Zusammenhang der Niere des Froschmännchens mit dem Hoden, auf die später, bezüglich ihrer historischen Entwickelung, zurückzukommen ist. Die Anordnung der Harncanäle und der Gefässe innerhalb der Froschniere beschrieb Hyrtl 1863 nach Injectionspräparaten; Roth gab 1864 eine ausgezeichnete Schilderung der histologischen Verhältnisse. Mecznikow, Hüfner (1866) und Duncan (1867) machen ebenfalls diesbezügliche Angaben; Heidenhain (1874) prüfte die bisherigen Schilderungen und ergänzte sie in mehreren Punkten. So fand er das Stäbchenepithel des vierten Canalabschnittes. Wichtige neue Gebilde der Froschniere entdeckten 1875 Spengel und Fr. Meyer in Gestalt der Wimpertrichter. Weitere ergänzende Angaben seit Heidenhain stammen hauptsächlich von Nussbaum und seinen Schülern. Sie betreffen den ganzen Aufbau der Niere und alle Componenten derselben (Nussbaum 1877 bis 1886). Speciell neu gefunden ist von Nussbaum das Bürstenepithel des zweiten Canalabschnittes (1878), ferner das Verhalten der Wimpertrichter, und schliesslich hat Nussbaum zuerst auf den Speciesunterschied aufmerksam gemacht, der sich zwischen *Rana fusca* und *Rana esculenta* im Verhalten der samenableitenden Wege äussert. Darüber wie auch über die Arbeiten von Wichmann und Beissner ist an anderen Orten das Nöthige gesagt. Ebenso mögen hier nur ganz kurz Drasch, Solger, Tornier und Sauer noch erwähnt sein, die wieder die feinere Histologie einzelner Abschnitte der Harncanälchen behandeln.

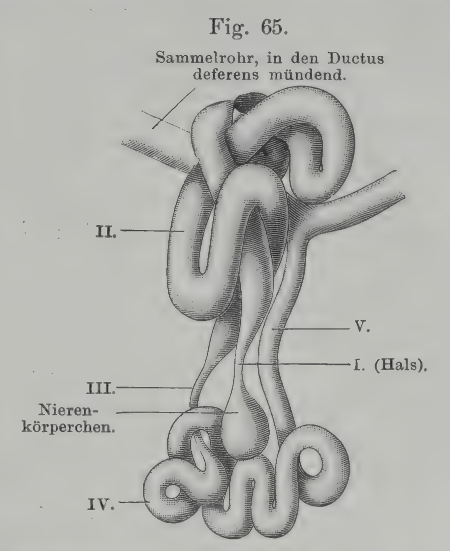
Die Harncanälchen.

Die Harncanälchen.

Das Verhalten der Harncanälchen innerhalb der Froschniere gleicht in den wesentlichen Punkten dem in der Niere der Amnioten, ein Umstand, der darum besonders hervorgehoben zu werden verdient, weil die Frosch- und Amniotenniere morphologisch verschiedene Organe darstellen: jene eine Urniere, diese eine Nachniere. An den einzelnen Harncanälchen sind demnach verschiedene Abschnitte zu unterscheiden (Fig. 65), die sich durch Form, Kaliber, Längenausdehnung und Epithelcharakter unterscheiden. Jedes Harncanälchen

beginnt mit einer Glomeruluskapsel (*Capsula glomeruli*, Müller'schen oder Bowman'schen Kapsel), die mit einem Glomerulus, d. i. einem Gefässknäuel zusammen ein Nierenkörperchen (*Corpusculum renis*, Malpighi'sches Körperchen) bildet. An sie schliesst sich zunächst ein kurzer und enger erster Abschnitt oder Hals an; diesem folgt der zweite Abschnitt, breiter, lang und vielfach gewunden; alsdann wieder ein kurzer und enger dritter Abschnitt, dem sich aufs Neue ein weiter, langer und gewundener vierter Abschnitt anschliesst. Er geht in ein gerades, ausleitendes Canalstück (fünfter Abschnitt) über. Soweit das einzelne Harncanälchen. Die fünften Abschnitte mehrerer Harncanälchen münden dann unter rechtem Winkel in Sammelröhren ein, die ihrer Lage nach auch als dorsale Quercanäle bezeichnet werden und sich in den *Ductus deferens* einsenken. [Einer Bemerkung von Hyrtl zufolge scheint auch (bei *Rana esculenta*) Vereinigung zweier fünfter Canalabschnitte zu einem Rohr vorzukommen. Andere Autoren erwähnen davon nichts.]

Fig. 65.



Ein Harncanälchen aus der Niere von Rana esculenta, nach Maceration in Salzsäure isolirt. Nach M. Nussbaum.

Was die Topographie der genannten Abschnitte innerhalb der Niere anlangt, so gilt darüber Folgendes. Die Nierenkörperchen, deren Zahl sehr gross ist, liegen bei *Rana fusca* gleichmässig durch das ganze Organ, in drei bis vier unregelmässigen Reihen vertheilt (Nussbaum, in Bestätigung von Roth). Dagegen liegen sie bei *Rana esculenta* nur nahe der ventralen Fläche der Niere, in einer ventralwärts schwach concav gekrümmten, aber mehrfach wellig gebogenen Ebene, und werden gegen die ventrale Fläche selbst von den vierten Abschnitten der Harncanälchen überlagert (Fig. 64 u. Fig. 65). Doch kommen am lateralen Rande der Niere auch vereinzelte Nierenkörperchen dicht unter dem Peritoneum (ohne die erwähnte Ueberlagerung) vor, und ferner liegen sie am medialen Rande, wo die Kerben eine Verwachsung von Drüsenlappen andeuten, scheinbar un-

regelmässig verstreut. Aus dem Verlauf der Arterien schliesst Nussbaum, der auf diese Topographie der Nierenkörperchen besonders geachtet hat, dass die tiefer gelegenen jener unregelmässig angeordneten erst secundär dorthin verlagert wurden. Der Hals geht von der dorsalen Seite der Glomeruluskapsel aus und zieht auch dorsalwärts, um bald in das vielfach gewundene zweite Stück, das somit unter der dorsalen Nierenfläche gelagert ist, überzugehen. Die letzte Schlinge des zweiten Abschnittes nimmt wieder eine ventralwärts gehende Richtung, die auch der dritte Abschnitt fortsetzt, so dass der lange gewundene vierte Abschnitt hauptsächlich der ventralen Nierenhälfte angehört, wo er auch die Glomeruli oberflächlich überlagert. Der fünfte gerade Abschnitt steigt dann direct aus der ventralen Hälfte in die dorsale, und mündet hier in eine Sammelröhre ein. Die Sammelröhren oder dorsalen Quercanäle ziehen in querer Richtung, nahe der dorsalen Nierenfläche gelagert, durch die Substanz der Niere hindurch und münden an deren lateralem Rande, „sich kammförmig succedirend“ (Hyrtl), in den *Ductus deferens* ein. Da der *Ductus deferens* zum bei Weitem grössten Theil seiner Länge der Niere eng anliegt, so erfolgt die Einmündung noch innerhalb der Nierensubstanz. Doch finden sich, wie oben schon erwähnt wurde (S. 241), am hinteren Ende der Niere einige Sammelröhren, die nicht nur eine besondere Grösse erreichen, sondern sich auch vom hinteren Nierenabschnitt freimachen, um sich ausserhalb der Nierensubstanz mit dem *Ductus deferens* zu verbinden.

a) *Corpuscula renis.*

Die Nierenkörperchen des Frosches sind oval gestaltete Gebilde, deren längster Durchmesser dorso-ventral liegt. Von dem dorsalen Pole des Körperchens geht der Hals aus. Hüfner bestimmte ihre Grösse (offenbar für *Rana esculenta*) auf 0,113 mm Länge und 0,088 mm Breite. Die Körperchen von *Rana fusca* sind kleiner als die von *Rana esculenta*; Roth's Angabe, die offenbar *Rana fusca* betrifft, lautet: Länge 0,074 bis 0,1 mm; Breite 0,055 bis 0,06 mm. — Die Grösse der einzelnen Nierenkörperchen einer und derselben Niere ist aber nicht gleich. Schon Hyrtl (1863) unterscheidet bei *Rana esculenta* grosse und kleine Knäuel; die grossen überwiegen nach Hyrtl an Zahl und sind nahe der Ventralfläche der Niere ziemlich gleichmässig verstreut; die kleinen finden sich nur an der hinteren Hälfte des lateralen Nierenrandes, und zwar findet Hyrtl als plausibeln Grund für ihre Kleinheit an dieser Stelle: dass sie hier am weitesten von der Nierenarterie entfernt sind. Nussbaum bestätigt diese Angabe für *Rana esculenta*, während Drasch in der Froschniere (die Species ist nicht angegeben) grosse und kleine Nierenkörperchen unter einander findet.

Seinem Bau nach besteht ein jedes Nierenkörperchen aus einem Gefässknäuel (Glomerulus) und einer ihn umgebenden Kapsel (Glomeruluskapsel, Bowman'schen Kapsel), die zugleich den Anfang des Harncanälchens

darstellt, und deren Lumen somit in das Lumen des Halses übergeht. Das Lumen der Kapsel, zwischen dem Glomerulus und der Kapselwand, ist beträchtlich.

Der Glomerulus oder Knäuel wird von einem arteriellen *Vas afferens*, das von der Nierenarterie stammt (siehe Gefässverhältnisse innerhalb der Niere), gespeist; ein *Vas efferens* führt aus ihm heraus. Beide Gefässe treten an derselben Stelle der Kapsel aus und ein. Die grossen Gefässknäuel kommen nach Drasch dadurch zu Stande, dass das *Vas afferens*, das erst eine kurze Strecke weit geradlinig verläuft, in der Kapsel ein einfaches Schlingenconvolut bildet, „welches, gelänge es die zu- und abführende Arterie zu fassen, sich zu einem langen Rohre aus einander ziehen liesse". Ganz entsprechend dieser Auffassung lautet schon die Angabe von Kölliker (1852), dass bei den Amphibien jeder Glomerulus aus einem einzigen gewundenen Gefässe bestehe. Im Gegensatz dazu steht die Angabe von Nussbaum, nach der das *Vas afferens* sich beim Eintritt in die Bowman'sche Kapsel in zwei und mehr capillare Zweige theile, die mehrfach verschlungen zu dem *Vas efferens* zusammentreten. (Ueber die kleinen Glomeruli findet sich bei Drasch eine bestimmte Angabe nicht.) Die Schlingen des Glomerulus haben capillaren Bau; Nussbaum konnte durch Versilberung eine Endothelzeichnung in ihrer Wandung hervorrufen. Drasch vermochte dies nicht, erkannte aber die (von Nussbaum bestätigten) Kerne der Wandung, die bei den grossen Glomerulis in das Lumen des Gefässes, bei den kleinen dagegen nach aussen über die Gefässwand prominiren. v. Ebner bezweifelt diese Angaben und schreibt die Kerne der Hülle des Glomerulus zu, hält dagegen die Wandungen der Glomerulusschlingen für kernlos. Einige Male beobachtete Drasch ein poröses Aussehen der Wand der Knäuelgefässe, das kleinen Löchern in der Gefässwand seine Entstehung verdanken soll.

An der Stelle, wo das *Vas afferens* zu, und das *Vas efferens* aus dem Glomerulus tritt, wird dieser von der Glomeruluskapsel umfasst. Der epitheliale Antheil der eigentlichen Kapselwand, die die äussere Begrenzung des Nierenkörperchens bildet und sich in den Hals des Harncanälchens fortsetzt, geht hier in eine den Glomerulus bedeckende Hülle über, die als eine, durch den Gefässknäuel eingestülpte Partie des Kapselepithels aufgefasst werden kann. Was zunächst diese Hülle betrifft, so liegt sie den Schlingen des Glomerulus eng an und presst sich auch so zwischen die Schlingen ein, dass die Abdrücke der letzteren an der Knäuelseite der abgelösten Hülle erkennbar sind (Drasch). Nach Drasch verhält sich die Hülle bei den grossen Glomerulis anders als bei den kleinen. Bei den grossen ist sie kernreich, ohne dass durch Versilberung Zellgrenzen darstellbar wären. Somit würde die Hülle ein kernhaltiges Syncytium (v. Ebner) darstellen. Doch konnte immerhin Drasch durch geeignete Behandlung (Wasserzusatz) eine Art Zellzeichnung hervorrufen, und Nussbaum fasst daraufhin auch die Glomerulushülle als aus epithelialen Zellen zusammengesetzt auf. Die Hülle der kleinen Glomeruli findet Drasch kernarm oder meist sogar kernlos; es wurde schon erwähnt, dass v. Ebner dieser Angabe nicht beipflichtet, sondern Kerne, die Drasch der Gefässwand zuschreibt, für die Hülle in Anspruch nimmt.

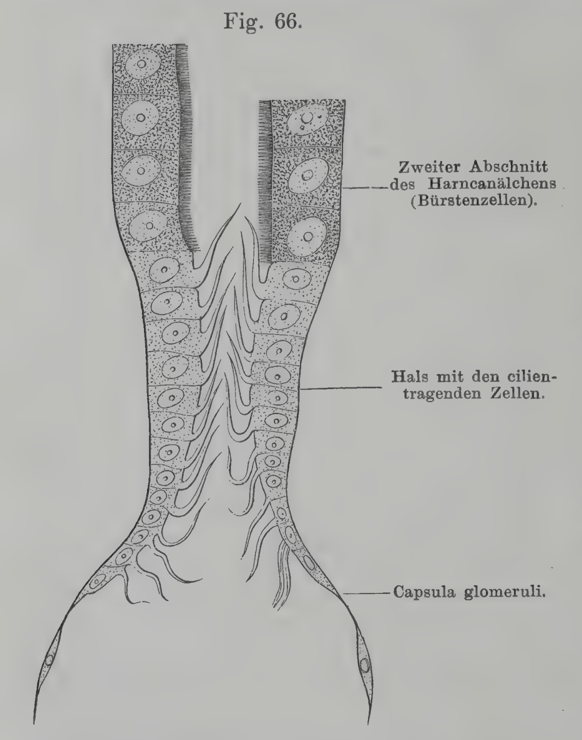
Die eigentliche Bowman'sche Kapsel, die von dem Glomerulus und seiner Hülle durch einen Spaltraum getrennt wird, besteht aus einer structurlosen *Membrana propria* (Drasch), der gegen den Kapselraum hin platte, grosse, polygonale, kernhaltige Zellen aufsitzen. Ihre Kerne sind oval, granulirt, gross, immer liegen die Kerne von zwei, drei, manchmal auch von vier Zellen bis zur

Berührung einander genähert neben einander. Am *Vas afferens* schlägt sich das Kapselepithel um, hüllt das Gefäss, soweit es geradlinig verläuft, ein und geht dann in die Hülle des Glomerulus über. Die *Membrana propria* setzt sich auf das *Vas afferens* nicht mit fort. Gegen den Eingang zum Hals des Harncanälchens hin werden die Zellen des Kapselepithels kleiner, aber dicker und gehen so in die Wimperzellen des Halses über. — Bei den Männchen von *Rana esculenta* senkt sich in eine Anzahl der Glomeruluskapseln, gegenüber dem Halse des Harncanälchens, ein zuführendes Samencanälchen ein (siehe unten).

b) Erster Canalabschnitt (Hals).

Der enge kurze Hals ist mit Flimmerzellen ausgekleidet. Die Zellen sind klein, pigmentlos, jede mit wenigen, aber sehr langen Cilien besetzt. Die Cilien, die an Länge den Durchmesser des Canallumens übertreffen, ordnen sich dementsprechend im Innern des Canales parallel seiner Längsachse an, die Spitze gegen den zweiten Canalabschnitt gekehrt. Die Bewegung der Cilien ist von Roth an frischen Nieren zu jeder Jahreszeit beobachtet worden. Roth bestimmt die Länge des Halses auf 0,09 bis 0,11 mm, seine Breite auf 0,018 bis 0,021 mm (bei *Rana fusca*). Die Zellen sitzen einer structurlosen *Membrana propria* auf, wie sie auch den übrigen Abschnitten des Harncanälchens zukommt (Drasch).

Fig. 66.



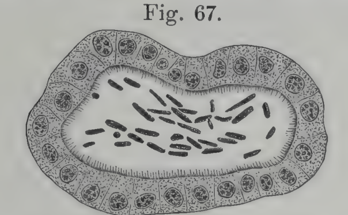
Theil der Glomeruluskapsel, Hals und Anfang des zweiten Abschnittes des Harncanälchens. Von Rana esculenta. Die Wimperbüschel des Halses zerfallen bei geeigneter Behandlung in einzelne Flimmerhaare. Im zweiten Abschnitt Bürstenepithel. In den Zellen desselben sind wegen der Abtödtung in absolutem Alkohol die Granula nicht deutlich erhalten. — Nach M. Nussbaum.

c) Zweiter Canalabschnitt.

Der erste, kurze und enge Abschnitt erweitert sich an seinem Ende und geht in den weiten, langen und gewundenen zweiten Canalabschnitt über, der häufig als *Tubulus contortus* bezeichnet wird und mit dem so benannten Canalabschnitt der Säugerniere in der That manche Aehnlichkeit aufweist. Die Zellen, die ihn innen von der structurlosen *Membrana propria* in einfacher Schicht auskleiden, sind gross, bauchig und enthalten verschiedenartigen Inhalt (Nussbaum): in Reihen geordnete Körnchen, die oft nur der Basis, oft aber der ganzen Zelle eine Längsstreifung verleihen (doch handelt es sich nicht um

den sogenannten Stäbchenzerfall), und neben diesen Körnchen noch, vorzugsweise an dem oberen Zellenende, doch auch in der ganzen Zelle dicht gedrängt helle, glänzende oder pigmentirte verschieden grosse Kugeln. Ein besonderes Charakteristicum dieser Zellen aber ist, dass sie auf ihrer Oberfläche einen zur Zeit der Zellthätigkeit deutlich sichtbaren Besatz kurzer Borsten tragen. Dieser Borsten- oder Bürstenbesatz kann (Tornier) sehr verschiedenartige Entwickelung zeigen: die Borsten sind bald lang vorgestreckt und aus einander gespreizt, bald kürzer und eng, parallel stehend, bald zeigt sich nur ein gestrichelter Saum, bald fehlt auch die Strichelung, und der Saum erscheint homogen, zuweilen vermisst man auch den Saum selbst. Nach Tornier weist dieses verschiedene Verhalten auf functionelle Veränderlichkeit hin, eine Auffassung, die von H. Sauer bestritten wird. Sauer betrachtet vielmehr den Bürstensaum als einen integrirenden, stets vorhandenen Zellbestandtheil und schiebt die er-

Fig. 67.



Zweiter Abschnitt eines Harncanälchens von Rana esculenta auf dem Querschnitt. Im Innern Spermatozoën. Nach H. Beissner.

Fig. 68.



Vierter Abschnitt eines Harncanälchens von Rana esculenta. Querschnitt mit Sperma. Nach H. Beissner.

wähnten verschiedenen Bilder auf die Unzulänglichkeit der Fixation. Beschrieben wurde der Bürstensaum zuerst von Nussbaum (1878), der ihn auch in directe Beziehung zu den secretorischen Vorgängen brachte und ihn zugleich interessanter Weise auch in der Vorniere nachwies (siehe Vorniere).

Das oben nur kurz berührte Pigment in den Zellen des zweiten Canalabschnittes ist von Solger (1882) zuerst genauer behandelt worden. Solger findet es von goldgelber, manchmal auch braungelber Färbung, und den Zellen meist in Form von Körnchen, manchmal aber auch diffus, eingelagert. Der Farbstoff lässt in der Regel den Fuss und stets den inneren Saum der Zelle frei. Er wird den Zellen durch Alkohol entzogen, hält sich aber innerhalb derselben bei Zusatz von 20procentiger Salpetersäure. Durch die pigmentirten Zellen erhält die ganze dorsale Zone der Niere eine gelbe Färbung. Solger hebt besonders hervor, dass die zweiten Abschnitte der Harncanälchen, die das Pigment enthalten, auch die Stätten sind, die nach Nussbaum die Ausscheidung des durch das Gefässsystem dem Frosche einverleibten indigschwefelsauren Natrons ausschliesslich übernehmen. „Es stimmt diese experimentelle Erfahrung vortrefflich zu der Thatsache, dass der Organismus sich derselben Strecke des Excretionsorganes bedient, um unter normalen Verhältnissen physiologischer Pigmente sich zu entledigen. Auch die Erfahrungen an Säugethieren, die Moebius und Ponfick hinsichtlich der Ausscheidung des Gallen- und Blutfarbstoffes gewannen, stehen damit in Einklang. Auch hier passiren die Farbstoffe das Epithel der gewundenen Canälchen, die dem zweiten Abschnitte der Harncanälchen des Frosches entsprechen."

d) Dritter Canalabschnitt.

Der dritte Canalabschnitt ist wieder kurz und eng; er trägt auf der *Membrana propria* ein ähnliches Flimmerepithel wie der erste Abschnitt oder Hals.

e) Vierter Canalabschnitt.

Der weite, lange und gewundene vierte Abschnitt des Harncanälchens trägt auf der *Membrana propria* ein Stäbchenepithel, d. h. Zellen, deren Protoplasma an der Zellbasis eine Differenzirung zu stäbchenförmigen Gebilden aufweist. Die Stäbchen sind deutlicher sichtbar als in den *Tubulis contortis* und den breiten Schenkeln der Henle'schen Schleifen der Säugerniere (Heidenhain). Einen Bürstenbesatz besitzen diese Zellen nicht.

f) Fünfter Canalabschnitt.

Der fünfte Abschnitt des Harncanälchens, zugleich der letzte des einzelnen Canälchens, ist bereits ein ausführendes Stück und als solches mit hellen cylindrischen oder cubischen Zellen ausgekleidet (R. Heidenhain). Aussen findet sich wieder die *Membrana propria.*

g) Die Sammelröhren (dorsale Quercanäle).

Die fünften Abschnitte der Harncanäle münden zu mehreren unter rechten Winkeln in die Sammelröhren ein (Fig. 70). Das sind quer durch die Nierensubstanz nahe der dorsalen Oberfläche verlaufende Canäle, die eben wegen dieser Anordnung auch den Namen dorsale Quercanäle erhalten haben. Am lateralen Rande der Niere münden sie in den *Ductus deferens* ein. Die Art, wie sie am medialen Nierenrande beginnen, ist bei den Männchen von *Rana esculenta* und *Rana fusca* verschieden. Diese Verschiedenheiten berühren aber nicht mehr die Bedeutung der Niere als Harnorgan, sondern stehen in Beziehung zu der Function der Samenableitung. Sie werden daher zweckmässiger erst im folgenden Abschnitt erörtert.

Die Verhältnisse bei den Weibchen sind im Speciellen bisher nicht untersucht worden. Lässt sich nun auch wohl muthmaassen, dass die Dinge in der Hauptsache den Zuständen bei den männlichen Esculenten gleichen werden, so bleibt doch noch die Frage nach dem Verhalten des Anfangsharncanälchens und seiner Beziehung zu dem auch beim Weibchen vorhandenen Längscanal offen (siehe den nächsten Abschnitt).

Die dorsalen Quercanäle oder Sammelröhren besitzen ein weites Lumen, das mit einer einfachen Schicht niedriger cylindrischer Zellen ausgekleidet ist.

Intrarenaler Abschnitt der Genitalcanäle. Längscanal. Die samenableitenden Wege innerhalb der Niere beim Männchen.

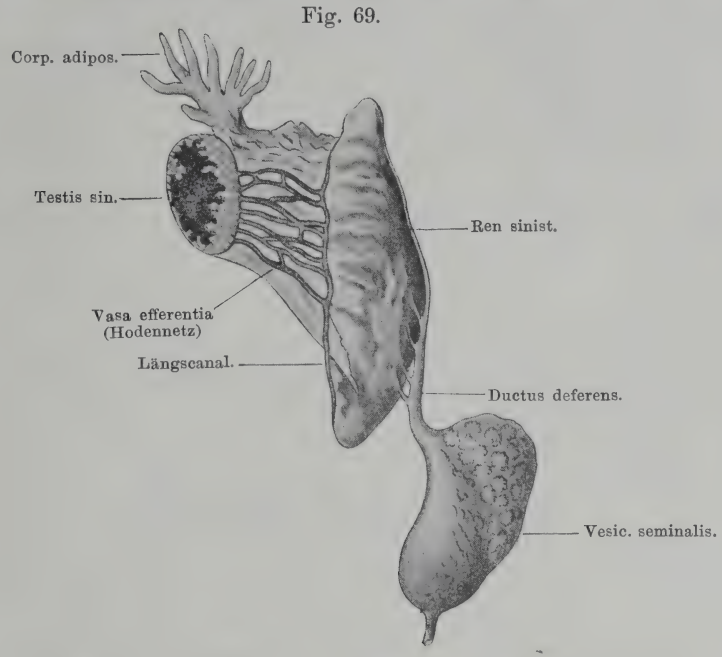
Intrarenaler Abschnitt der Genitalcanäle. Längscanal. Die samenableitenden Wege innerhalb der Niere beim Männchen.

Wie aus der entwickelungsgeschichtlichen Einleitung hervorgeht, setzt sich bei beiden Geschlechtern die Niere durch eine Anzahl von Genitalcanälen mit der Keimdrüse in Verbindung. Noch innerhalb der Niere lassen die Genitalcanäle durch Sprossung und Vereinigung einen am medialen Nierenrande gelagerten Längscanal entstehen, der, wie sein Entdecker Bidder angiebt, und Spengel bestätigt, zeitlebens bei beiden Geschlechtern erhalten bleibt. Seine Bedeutung und ebenso sein specielles Verhalten zu den Harncanälchen beim weiblichen Geschlecht sind bisher unbekannt; beim männ-

lichen Geschlecht besitzt er wichtige Beziehungen zu den samenableitenden Wegen.

In Bezug auf die samenableitenden Wege innerhalb der Niere beim Froschmännchen verhalten sich, wie M. Nussbaum zuerst festgestellt hat, *Rana esculenta* und *Rana fusca* verschieden. Morphologisch betrachtet repräsentirt *Rana esculenta* den primitiveren, *Rana fusca* den weiter abgeänderten Zustand. In functioneller Hinsicht ist der primitivere Zustand von *Rana esculenta* charakterisirt durch eine frühere, der abgeänderte von *Rana fusca* durch eine spätere Vereinigung der Samen- und Harnwege, der Art, dass bei *Rana esculenta* eine Anzahl Harncanälchen von ihrem Anfang an der Glomeruluskapsel an von Samen durchströmt werden, während bei *Rana fusca* die Samen- und Harnwege grössere Selbständigkeit und Unabhängigkeit von einander besitzen. Somit trägt auch functionell der abgeänderte Zustand von *Rana fusca* den Charakter einer höheren Stufe der Vervollkommnung.

Fig. 69.



Geschlechts- und Harnorgane eines Männchens von Rana fusca. Organe der linken Seite, von der Ventralfläche. Der Hoden ist medialwärts umgelegt. Zweimal vergrössert. Nach Bidder.

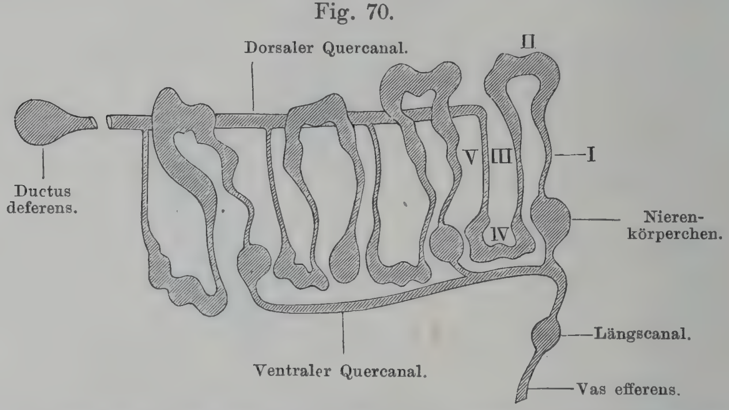
Im Speciellen gestalten sich die Dinge, nach der neuesten zusammenfassenden Darstellung von Nussbaum's Schüler Beissner, folgendermaassen:

Bei *Rana esculenta* wie bei *Rana fusca* treten die Canäle des extratesti-

culären Hodennetzes, die *Vasa efferentia testis* (siehe Geschlechtsorgane) in den erwähnten Bidder'schen Längscanal ein, der am medialen Rande der Niere gelagert ist. Bidder beschreibt ihn folgendermaassen: „der Canal liegt am inneren Rande der Niere, gewöhnlich nach der ganzen Länge derselben, so jedoch, dass er nach dem oberen oder vorderen Nierenende hin sich gegen die dem Rücken zugekehrte Fläche dieses Organes wendet, und nicht immer bis zum unteren oder hinteren Nierenende reicht, sondern mit einer verdünnten Spitze schon oberhalb desselben aufhört. Dieser Gang geht über die Einschnitte, die sich am inneren Rande der Niere ganz gewöhnlich vorfinden, fast brückenartig hinweg, ja es scheint, dass er durch seine im Verhältniss zur übrigen Nierenmasse geringere Länge jene Einschnitte, gleichsam Faltungen der Nierensubstanz, bedinge.“ Er ist sehr dünn, ungleich schwächer als der am äusseren Nierenende gelegene *Ductus deferens*, mit dem er durch die Quercanäle in Verbindung steht.

In der Art, wie diese Verbindung zu Stande kommt, zeigt sich nun eben die Verschiedenheit von *Rana esculenta* und *Rana fusca*. Bei *Rana esculenta*

Fig. 70.



Schema, die Verhältnisse der samenableitenden Wege beim Männchen von Rana esculenta betreffend. Nach H. Beissner.

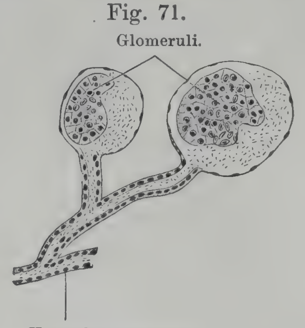
gehen von dem Längscanal eine Anzahl ventraler Quercanäle aus, die in der Nähe der ventralen Nierenfläche durch das Nierenparenchym verlaufen und durch einfache oder verzweigte Röhrchen mit einigen Glomeruluskapseln zusammenhängen (Fig. 71). Jedes Röhrchen, oder der Theilast eines solchen (beobachtet wurde nur Theilung in zwei Aeste) öffnet sich in eine Glomeruluskapsel, die einen functionirenden Glomerulus enthält und sich in ein typisches Harncanälchen fortsetzt (Fig. 70). Bei dieser Anordnung zeigen auch die dorsalen Quercanäle oder Sammelröhren ein primitives Verhalten. Sie beginnen als directe Fortsetzungen der fünften Abschnitte der am medialen Nierenrande gelegenen Harncanälchen, die alle Charaktere eines Harncanälchens (Glomerulus, Glomeruluskapsel und die mit specifischen Epithelien ausgestatteten Canalabschnitte) besitzen. Auf seinem queren Verlaufe nimmt jeder dorsale Quercanal dann noch eine Anzahl anderer Harncanälchen auf.

Was die Zahl der Glomeruluskapseln anlangt, die in dieser Weise mit dem Längscanal und durch diesen mit dem Hodennetz in Verbindung stehen, so findet Beissner (1898), dass „fast alle dem medialen Nierenrande nahe gelegenen Bowman'schen Kapseln, nur wenige ausgenommen“ zur Brunstzeit mit Sperma

injicirt sind. Dies entspricht auch der Thatsache, dass der Längscanal sich bis nahe an das hintere Ende der Niere, also über das Gebiet der *Vasa efferentia testis* hinaus, caudalwärts erstreckt (siehe auch S. 234).

Der eben geschilderten Anordnung entsprechend strömt also bei *Rana esculenta* das Sperma durch die *Vasa efferentia testis* in den Längscanal, von hier in die ventralen Quercanäle, gelangt durch diese und die von ihnen abgehenden Röhrchen in die Glomeruluskapseln der meisten medial gelegenen Harncanälchen, durchströmt die zugehörigen Harncanälchen in ganzer Länge und gelangt schliesslich in die dorsalen Quercanäle und in den *Ductus deferens.* (Daher findet sich bei brünstigen Männchen von *Rana esculenta* in allen Abschnitten vieler Harncanälchen Sperma, siehe Fig. 67 und 68.)

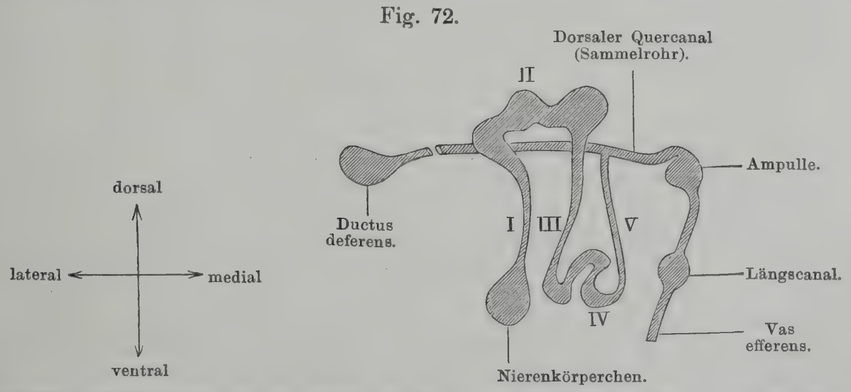
Fig. 71.



Zwei Nierenkörperchen von Rana esculenta, mit den aus dem ventralen Quercanal kommenden zuführenden Samenröhrchen. Der ventrale Quercanal, die zu den Glomeruluskapseln tretenden Röhrchen und die Glomeruluskapseln selbst enthalten Spermatozoën. Nach H. Beissner.

In wesentlich anderer Weise gestalten sich die Dinge bei *Rana fusca.* Auch hier ist der Längscanal vorhanden, aber die ventralen Quercanäle und ihre Seitenästchen fehlen. Dagegen gehen von dem Längscanal in seiner ganzen Länge eine grosse Anzahl Seitenzweige ab, die sich dorsalwärts wenden und nach kurzem Verlaufe schon in ein kleines Bläschen, die sogenannte Ampulle (Spengel), übergehen. Die Ampullen liegen also ganz nahe dem Längscanal und verleihen diesem ein varicöses Aussehen. An diese Ampullen schliessen sich nun sofort die dorsalen Quercanäle an, die in querem Verlaufe durch die Niere ziehen und die unter rechtem Winkel einmündenden fünften Abschnitte der Harncanälchen aufnehmen (Fig. 72). In jeden Quercanal münden noch mehr als zehn functionirende Harncanälchen ein (Nussbaum). Bei

Fig. 72.



Schema, die Verhältnisse der samenableitenden Wege beim Männchen von Rana fusca betreffend. Nach H. Beissner.

dieser Anordnung vermeidet also das Sperma die eigentlichen secernirenden Abschnitte der Harncanälchen und mischt sich dem Urin erst in den Sammelröhren bei. Auch bei *Rana fusca* reicht der Längscanal bis nahe an das hintere Nierenende, und auch aus dem Abschnitt, der caudal von dem Gebiete der *Vasa efferentia*

testis liegt, gehen sehr zahlreiche Seitenzweige mit Ampullen, die sich weiterhin in die Sammelröhren fortsetzen, hervor. Auf diesen Punkt wurde schon in der entwickelungsgeschichtlichen Einleitung besonders hingewiesen (S. 234). Dort fand das eigenthümliche Verhalten bei *Rana fusca* auch bereits seine Erklärung: die Ampullen sind aufzufassen als Glomeruluskapseln, deren Glomerulus zu Grunde gegangen ist, und die ihre harnbereitende Function verloren haben; dementsprechend ist das kurze sich anschliessende Canalstück, bis zur Einmündung des ersten echten Harncanälchens, als ein rudimentäres Harncanälchen zu betrachten (S. 234). Die Ampullen von *Rana fusca* entsprechen also den Glomeruluskapseln der „Anfangsharncanälchen" der dorsalen Quercanäle von *Rana esculenta*, und es ergiebt sich daraus, dass „Ampullen" bei *Rana esculenta* fehlen müssen.

Was schliesslich noch die Histologie der zuletzt geschilderten Theile anlangt, so besteht die Wand des mit einer deutlichen Lichtung versehenen Längscanales, nach C. K. Hoffmann, bei *Rana fusca* aus niedrigen Cylinderzellen, wie die Canäle des Hodennetzes. Die Ampullen von *Rana fusca* und die aus ihnen entspringenden Samencanälchen (rudimentären Harncanälchen) besitzen ebenfalls ein schmales Cylinderepithel. — Auch die ventralen Quercanäle und die von ihnen abgehenden Zweige bei *Rana esculenta* besitzen eine Auskleidung mit einem einfachen Cylinderepithel.

Zur Literatur. Schon Swammerdam hat klar und bestimmt ausgesprochen und auch bildlich dargestellt, dass beim Froschmännchen eine Anzahl Canäle aus dem Hoden heraustreten und sich in die Niere einsenken, innerhalb derer sie mit dem Ausführungsgang derselben zusammenhängen. Dieser ist also Harn- und Samenleiter zugleich. Erst 1846 wurde die Swammerdam'sche Beobachtung durch Bidder der Vergessenheit entrissen und aufs Neue durch einwandfreie Methoden bestätigt und ausgebaut. (Bei Bidder ist auch das Schicksal der Swammerdam'schen Lehre bis 1846 verfolgt.) Durch Injectionen gelang es Bidder, den Längscanal zu entdecken und zu richtigeren Vorstellungen über die Verbindung der Samen- und Harnwege innerhalb der Niere zu gelangen. Immerhin blieb das wie und wo dieser Verbindung noch genauer zu präcisiren, und es sind hierüber seit Bidder wiederholt zweierlei sich entgegenstehende Ansichten vertheidigt worden. Auf der einen Seite wurde eine frühe Vereinigung beider Arten von Gängen behauptet, wie denn Bidder selbst zuerst fand, „dass die Samengänge nicht neben den Harncanälchen die Niere durchsetzen und erst in dem *Vas deferens* mit denselben zusammentreten, sondern dass schon früher mit den feinsten Harncanälchen der Niere jene Vereinigung stattfinde, so dass der männliche Zeugungsstoff die Harncanäle in ihrer ganzen Länge durchziehen müsse, und der Urin gleich bei seinem Erscheinen in den Harncanälen mit dem Samen sich mische". Die gleiche Anschauung drückt Hyrtl aus, der noch hervorhebt, dass nicht alle, sondern nur einige der Glomeruluskapseln mit den Hodenausführungsgängen zusammenhängen. Mit Bestimmtheit beobachtete dann M. Nussbaum (1877, b), dass bei *Rana esculenta* von dem Bidder'schen Längscanal aus Quercanäle abgehen und in Glomeruluskapseln einmünden. „Demgemäss sieht man Spermatozoen in allen Abschnitten der Harncanäle von dem Binnenraume der Bowman'schen Kapsel bis zu den Sammelröhren hin." Eine diese Verhältnisse illustrirende Abbildung gab Nussbaum 1880, hervorhebend, dass der Glomerulus in den Kapseln, in die Hodencanäle einmünden, gut entwickelt ist, und auch schon auf die Möglichkeit hinweisend, dass die seinen Befunden widersprechenden Angaben anderer Autoren

auf Unterschiede der untersuchten Thiere zurückzuführen seien. — Auf der anderen Seite hatte 1874 R. Heidenhain mit Bestimmtheit erklärt, dass in dem zweifellos Harn bereitenden Theile der Niere von einer Verbindung der Malpighi'schen Kapseln mit den Samenwegen nicht die Rede ist, und dass diese Verbindung erst in den grossen Ausfuhrwegen des Harnes stattfindet. Dieser Ansicht pflichtet auch Spengel auf Grund seiner eigenen Untersuchungen schliesslich bei, trotzdem er anfangs auf Grund morphologischer Ueberlegungen mehr geneigt war, Bidder's und Hyrtl's Anschauung für die richtige zu halten. Nur für Bufo kam er zu dem Resultat, dass hier eine Trennung der Samen- und Harnwege noch nicht besteht, dass vielmehr von dem Längscanal ventral gelagerte Quercanäle ausgehen, die zwei bis fünf Aeste in Malpighi'sche Körperchen hineinsenden, so dass der Same diese und die sich anschliessenden Harncanälchen in ganzer Länge durchströmen muss.

Die wahre Ursache dieser Widersprüche aufgeklärt zu haben, ist das Verdienst von Nussbaum. Nussbaum hat 1886 zuerst dargethan, dass im Verhalten der intrarenalen Samenwege bei *Rana esculenta* und *Rana fusca* ein Unterschied besteht, dass *Rana esculenta* (*Var. berolinensis* und *hungarica*) den primitiveren, *Rana fusca* den abgeänderten Zustand repräsentirt, in der Weise, wie es oben geschildert wurde, und dass somit von den früheren Autoren Heidenhain und Spengel die Verhältnisse bei *Rana fusca*, Hyrtl die bei *Rana esculenta* geschildert haben. Unter Nussbaum's Leitung hat kürzlich (1898) Beissner die fraglichen Verhältnisse nochmals ausführlich dargestellt, und der Beissner'schen Darstellung schliesst sich die oben wiedergegebene an.

Ohne Kenntniss der Nussbaum'schen Angaben hat auch neuerdings O. Frankl (1897) die fraglichen Verhältnisse bei *Rana esculenta* untersucht. Er fand dabei ausser den ventralen, in Glomeruluskapseln einmündenden Quercanälen auch noch einen Verlauf der dorsalen Quercanäle, wie ihn Spengel für *Rana fusca* beschrieben hat, d. h. Beginn der dorsalen Quercanäle am Längscanal mit Ampullen. In die dorsalen Quercanäle sollen ausser den Harncanälchen noch „Sagittalcommissuren" einmünden, d. h. kurze Canäle, die direct von den ventral gelegenen Glomeruluskapseln herkommen sollen. Beissner konnte von diesen Angaben nur das Vorhandensein der ventralen Quercanäle bestätigen, das übrigens schon Nussbaum (1877, b) bekannt war.

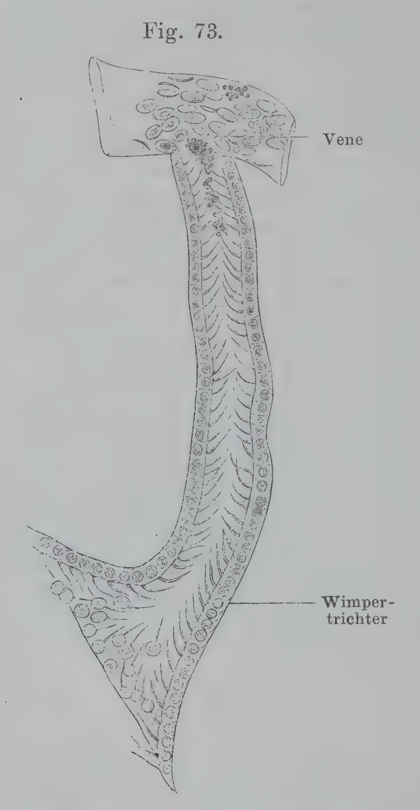
Die Wimpertrichter (Nephrostomen).

Die Wimpertrichter.

Es erübrigt nun noch, das feinere Verhalten der Wimpertrichter zu schildern, deren Oeffnungen, wie oben (S. 240) dargestellt wurde, auf der ventralen vom Peritoneum überzogenen Nierenfläche in grosser Anzahl sichtbar sind. Auch in Fig. 64 ist ein Wimpertrichter im Schnitt getroffen. (In der Literatur wird die Bezeichnung Nephrostom bald für den ganzen Wimpertrichter, bald nur für seine äussere Mündung gebraucht.) Die einzelnen Oeffnungen sind, wie ebenfalls schon bemerkt wurde, nicht ganz gleichwerthig. Im einfachsten Falle führt die — alsdann sehr kleine — Oeffnung in einen einzigen Wimpertrichter hinein, d. h. einen kleinen Canal, der ins Innere der Nierensubstanz eindringt und sich in eine zu den abführenden Venen gehörige Vene öffnet. Sein Mündungsstück an der ventralen Nierenfläche ist trichterförmig erweitert; es ist der „Trichter" im engeren Sinne, der anschliessende Theil wird auch wohl als Trichterstiel bezeichnet. Der Stiel ist bei *Rana fusca* häufig gewunden, nach Spengel und Wichmann sogar sehr stark geschlängelt; Fig 73 nach

Nussbaum zeigt, dass auch bei *Rana fusca* mehr gerade verlaufende Trichterstiele vorkommen. Verbindungen der einzelnen Trichter unter einander hat Spengel in verschiedener Form beobachtet. So können zwei, drei oder vier Trichterstiele einen Mündungstrichter bilden, oder aber umgekehrt: ein Trichterstiel kann sich theilen und mit mehreren (2 bis 4) Trichtern auf der Oberfläche ausmünden. Auch können zwei aus einem gemeinsamen Trichter entsprungene Stiele sich wieder mit einander vereinigen. Die Verbindung benachbarter Canäle kann ferner bald in grösserer, bald in geringerer Ausdehnung erfolgen, so dass man eine Verschmelzung der Trichter und eine solche der Trichterstiele unterscheiden könnte. Die Form der verschmolzenen Trichter ist danach eine verschiedene; bald sind sie mehr kegelförmig, bald mehr glockenförmig und bauchig aufgetrieben mit oft enger, wie eingeschnürter Oeffnung (Spengel).

Fig. 73.



Wimpertrichter und seine Mündung in eine Vene aus der Niere von Rana fusca. Nach M. Nussbaum.

Die Wimpertrichter sind in ihrem ganzen Verlaufe mit einem geisseltragenden Epithel ausgekleidet, das sich auch ringförmig etwas um die Mündung herum ausdehnt (Marshall und Bles). Die Richtung der Geisseln und ihrer Bewegungen ist gegen das Innere des Wimpertrichters hin gerichtet.

Durch die Einmündung in die Venen haben die Wimpertrichter des erwachsenen Frosches jede Beziehung zu der Niere und ihrer Function verloren. Sie gehören nun dem Gefässsystem an, indem sie aus dem grossen Lymphraum der Leibeshöhle in das Venensystem zurückleiten.

Die Wimpertrichter der Froschniere sind ziemlich gleichzeitig (1875) von J. W. Spengel und Fr. Meyer gefunden und beschrieben worden. Ihre Endigung im Innern der Niere wurde aber erst später erkannt. Spengel kam anfangs zu dem Schluss, dass sie in den vierten Abschnitt der Harncanäle einmünden, und das Gleiche glaubte Nussbaum (1877, a) vertreten zu können. Dass diese Anschauung ein Irrthum sei, zeigte Nussbaum 1880. Es gelang ihm, nachzuweisen, dass bei den Froschlarven allerdings ein Zusammenhang der Wimpertrichter mit den Harncanälchen (Glomeruluskapsel oder Hals) besteht, dass derselbe sich aber bald wieder löst, und die Wimpertrichter alsdann eine neue Einmündung in Venen erlangen. Die in Frage kommenden Venen bestimmte Nussbaum anfangs als zum Nierenpfortadersystem gehörig, später (1886) erkannte er sie als Anfänge der *Vv. renales revehentes*, also als zum Wurzelsystem der *V. cava posterior* gehörig. Die Richtigkeit der letzteren An-

schauung ist von Marshall und Bles bestätigt worden. Ausser Nussbaum selbst hat auch sein Schüler R. Wichmann (1884) ausführliche Mittheilungen über die Wimpertrichter bei verschiedenen Anuren gemacht.

Verhalten der Gefässe innerhalb der Niere.

Verhalten der Gefässe innerhalb der Niere.

Das Verhalten der Gefässe innerhalb der Froschniere ist von Nussbaum festgestellt worden und gestaltet sich danach folgendermaassen:

Die *Aa. renales* geben auf ihrem Verlaufe an der Ventralfläche der Niere kleine Aeste ab, von denen einige sich direct in das die Harncanäle umspinnende Capillarnetz auflösen (*Arteriae rectae*), die meisten aber *Vasa afferentia* der Glomeruli darstellen. Diese *Vasa afferentia*, die noch den Charakter von Arterien besitzen, entspringen büschelweise aus den Zweigen der Renalarterien; Theilung eines *Vas afferens* in zwei Aeste (für zwei Glomeruli) scheint bei *Rana esculenta* nicht vorzukommen. Je nach der verschieden tiefen Lage der Glomeruli innerhalb der Nierensubstanz sind auch die *Vasa afferentia* von verschiedener Länge. Ueber die Controverse, die bezüglich des Aufbaues des Glomerulus besteht, vergleiche S. 249. Das *Vas efferens* ist eine Capillare und am lebenden Thiere bedeutend enger als das *Vas afferens*. Es geht entweder direct zu einer Wurzel der *Vena cava posterior* oder vereinigt sich mit den Capillaren, die die Harncanälchen umspinnen.

Die Glomeruli werden somit allein aus Aesten der *Aa. renales* gespeist.

Was die Verzweigungen der Nierenpfortadern anlangt, so gehen aus den makroskopisch sichtbaren Verästelungen der *Vv. renales advehentes* auf der Dorsalfläche der Niere an allen Stellen ihres Verlaufes direct die Capillaren hervor: der Uebergang erfolgt demgemäss brüsk und unvermittelt. Die Capillaren umspinnen die Harncanälchen.

Das Capillarnetz der Harncanälchen wird somit von drei Quellen aus gespeist: von den Pfortaderästen, von den *Aa. rectae* und von den *Vasa efferentia* der Glomeruli.

Die Capillaren folgen dem Verlaufe der Harncanälchen und vereinigen sich nahe der ventralen Seite der Niere zu grösseren Stämmen, die zu den Wurzeln der *Vena cava posterior* zusammenfliessen.

2. Der Ductus deferens.

2. Ductus deferens.

(Harnleiter, *Ductus uriniferus* des Weibchens. Harnsamenleiter, *Ductus uro-spermaticus* des Männchens.)

(*Ureter Aut.* Wolff'scher Gang, Leydig'scher Gang, Urnierengang. Ueber die Bezeichnung *Ductus deferens* siehe die Bemerkung auf S. 235. Im II. Theile dieses Buches ist der Gang noch als Ureter bezeichnet, was entsprechend zu ändern ist.)

Der *Ductus deferens* beginnt am lateralen Rande der Niere, nahe dem vorderen Ende derselben. Hier ist sein vorderster Theil in die Niere eingebettet und daher nur auf Querschnitten sichtbar; etwa in der Mitte der Nierenlänge gelangt er am dorsalen Umfang in ober-

flächliche Lage und zieht nun, an Kaliber zunehmend, am lateralen Nierenrande weiter caudalwärts, löst sich aber noch in einiger Entfernung vor der hinteren Nierenspitze von der Niere los (bleibt jedoch durch bindegewebige Fäden und einige Quercanäle, siehe S. 241, mit ihr noch bis zur Spitze im Zusammenhang) und zieht nun retroperitoneal an dem dorsalen Umfang des hinteren Leibeshöhlenabschnittes caudalwärts. Dabei nähern sich die beiderseitigen *Ductus deferentes* einander, kommen sogar zur gegenseitigen Berührung, münden aber doch stets getrennt in die Cloake ein. Beim Männchen lagern sich beide *Ductus deferentes*, in kurzer Entfernung hinter der Niere, an den dorsalen Umfang des Rectums, beim Weibchen legen sie sich gleich, nachdem sie die Nieren verlassen haben, innig an den dorsalen Umfang der Uteri an. Die Einmündung in die Cloake erfolgt an deren dorsalem Umfang, beim Weibchen hinter den beiden spaltförmigen Oeffnungen der Uteri.

In den *Ductus deferens* münden die Sammelröhren der Niere ein (siehe S. 248).

In kurzer Entfernung von der Niere besitzt der freie Theil des *Ductus deferens* bei den Männchen eine deutlich sichtbare Erweiterung, die bei den verschiedenen Rana-Species verschieden ausgebildet ist. Bei den Männchen von *Rana esculenta* ist sie am geringsten entwickelt, wenn auch deutlich; sie stellt hier eine länglich spindelförmige Erweiterung dicht an der Niere dar, im Innern mit einem einheitlichen Hohlraum. Bei *Rana fusca* beginnt sie ebenfalls bald nachdem sich der *Ductus deferens* von der Niere losgelöst hat, und erscheint äusserlich betrachtet als eine einseitige Aussackung der lateralen Wand des *Ductus deferens*, die ausserhalb der Brunst unansehnlich ist, während der Brunst aber eine mächtige Entwickelung zu einer Samenblase (*Vesicula seminalis*) erfährt (Fig. 69 und 79). Ihre Oberfläche ist höckerig und häufig schwarz pigmentirt; ihre Länge kann 1 cm betragen. Sie stellt nicht eine einfache Ausbuchtung der Wand des *Ductus deferens* mit centralem Hohlraum dar, sondern besteht aus einer Anzahl durch Scheidewände getrennter Kammern, die in den lateralen Umfang des *Ductus deferens* einmünden. Bei gepaarten Männchen (doch nicht gleich am Anfang der Paarung) ist sie prall mit Samen gefüllt. Die Samenblase von *Rana arvalis* ist nur klein (3 mm lang) und sitzt in der Mitte des *Ductus deferens* (Leydig). Disselhorst hat gefunden, dass auf Querschnittfolgen auch beim weiblichen Frosch eine Erweiterung des *Ductus*

deferens zu bemerken sei, wenn auch nicht in dem Maasse wie beim männlichen.

Zur Function.

Zur Function. Dass die Samenblase der Männchen von *Rana fusca* und *Rana arvalis* ein *Receptaculum seminis* darstellt, somit eine specielle Anpassung des *Ductus deferens* an die samenleitende Function, kann nach der erwähnten Thatsache nicht zweifelhaft sein. Daneben kommt ihr wohl noch eine secretorische Function zu. (Lereboullet, Disselhorst.) Ob und in welcher Weise sich das Fehlen einer Samenblase bei *Rana esculenta* in dem biologischen Verhalten des Thieres äussert, scheint bisher noch nicht speciell beobachtet zu sein.

Der Einfluss der Samenbläschen auf den Geschlechtstrieb beim Frosche wurde von Tarchanoff behandelt, der zu der Auffassung kam, dass die Füllung der Samenblasen mit Sperma die Reize erzeuge, die das Umklammerungscentrum in tonische Erregung versetzen. Entleerung oder Exstirpation der Samenblasen solle meist rasch zur Trennung der Paare und zum bleibenden Verluste des Geschlechtstriebes führen. Steinach konnte sich von der Richtigkeit dieser Thatsachen und Auffassungen nicht überzeugen. Bei Männchen im Anfang der Brunst, die das Weibchen schon umklammert hatten, fand sich noch keine Spur von Sperma in den Samenblasen, also kann die Anfüllung der Samenblasen nicht den Anstoss zu der Umklammerung abgeben. (Diese Beobachtung habe ich wiederholt bestätigt gefunden.) Auch führt die während der Umklammerung vorgenommene Exstirpation nicht zu einem Verluste des Geschlechtstriebes; der Geschlechtsact überdauerte die Exstirpation der Samenblasen bei der Mehrzahl der operirten Thiere fünf bis sieben Tage, bei der Minderzahl sogar neun bis zehn Tage.

Steinach's Beobachtung, dass bei Männchen zu Beginn der Brunstperiode die Samenbläschen Spuren einer klaren Flüssigkeit enthalten, in der aber keine Samenfäden sich finden, spricht auch für eine drüsige Function der Samenblasen, die Disselhorst geradezu neben die accessorischen Geschlechtsdrüsen einreiht.

Mit den *Vesiculae seminales* der Säuger sind die Samenblasen des Frosches weder functionell noch morphologisch zu vergleichen.

Verhalten des *Ductus deferens* zum Peritoneum.

Verhalten des Ductus deferens zum Peritoneum.

Das Verhalten des *Ductus deferens* zum Peritoneum ist nach Geschlecht und Species verschieden.

Beim Männchen von *Rana esculenta* sind an dem freien Abschnitt des *Ductus deferens* zwei Abschnitte, ein proximaler und ein distaler, zu unterscheiden (Fig. 78). Nur der proximale wird an seinem Ventralumfange vom Peritoneum eng bekleidet, der distale dagegen zieht erst frei durch den *Sinus subvertebralis* und legt sich dann dem dorsalen Umfange des Rectums an. Die laterale und die mediale Grenzlinie des Peritoneums an der Niere setzen sich gewöhnlich direct an den lateralen und den medialen Rand des *Ductus*

deferens fort; nur gelegentlich ist hart an der Niere das Peritoneum auch vom ventralen Umfange des *Ductus deferens* eine kurze Strecke weit durch den *Sinus subvertebralis* abgehoben und dann gehen die beiden peritonealen Grenzlinien, die der Niere ebenso wie die des *Ductus deferens*, in einander über. Der dorsale Umfang des *Ductus deferens* blickt in den *Sinus subvertebralis.*

Beim Männchen von *Rana fusca* besitzt einen eng anliegenden Ueberzug von seiten des Peritoneums nur die laterale Hälfte der Samenblase (Fig. 79); dagegen ist von dem freien Anfangstheile des *Ductus deferens* an der Niere, wie von der medialen Hälfte der Samenblase das Peritoneum auch ventral abgehoben, und nur durch Bindegewebsstränge befestigt. Die Peritonealbekleidung der lateralen Hälfte der Samenblase beschränkt sich nicht nur auf den ventralen, sondern erstreckt sich hier auch auf den lateralen und dorsalen Umfang.

Beim Weibchen besitzt der *Ductus deferens* gar keine Beziehungen zum Peritoneum, da ventral von ihm der Uterus liegt, an dessen Dorsalumfang er sich sehr bald eng anlegt. Nur das proximalste Stück blickt allseitig frei in den *Sinus subvertebralis.*

Bau des Ductus deferens.

Bau des *Ductus deferens.*

So lange der *Ductus deferens* innerhalb der Niere verläuft, liegt er, zusammen mit den *Vv. renales advehentes*, in dem Bindegewebe der Niere, das hier am lateralen Rande eine etwas grössere Mächtigkeit erlangt. Dieses intrarenale Stück besitzt, abgesehen von dem Epithel, keine besondere eigene Wandung, das Epithelrohr liegt, wie Disselhorst zutreffend schildert, in einer Aussparung des umgebenden Bindegewebes, das aber in unregelmässiger Anordnung ziemlich zahlreiche Muskelzellen enthält. Wo sich der *Ductus deferens* von der Niere freimacht, erhält er eine selbständige bindegewebige Wand, in der die Muskelzellen häufiger aufzutreten beginnen, und gegen die Cloake hin tritt dann eine deutliche Schicht circulär angeordneter Muskelfasern auf. Im freien Abschnitt des *Ductus deferens* ist auch eine leichte Längsfaltung des Epithelrohres festzustellen. In der Wand des freien Abschnittes des *Ductus deferens* verlaufen zahlreiche Blut- und Lymphgefässe.

In der Wand des *Ductus deferens* beim weiblichen Frosch fand Disselhorst Pigment.

Das Epithel des *Ductus deferens* ist, so lange er am lateralen Rande der Niere verläuft, ein niedriges einschichtiges Cylinderepithel, welches kleine ovale Kerne enthält. Im freien Abschnitt bis zur Cloake nimmt das Epithel nach Disselhorst einen anderen Charakter an, es wird mehrschichtig und höher; die Einzelzellen lassen einen schmalen Fuss und einen breiteren dem Lumen des Ganges zugekehrten Theil unterscheiden. Letzterer ist sehr hell. Dicht an der *Membrana propria* finden sich rundliche grosse, auffallend helle Zellen. Die

bedeutende Verschmälerung des Zellfusses ist wohl theilweise bedingt durch die Compression des Epithels, wie sie durch die Faltenbildung im freien Abschnitt des *Ductus deferens* hervorgerufen wird.

Diese Schilderung Disselhorst's kann ich auf Grund eigener Präparate von *Rana fusca* in den wesentlichen Punkten bestätigen. Nur betreffs der Schichtung des Epithels im freien Harnleiterabschnitt hege ich Zweifel. Querschnitte durch den *Ductus deferens* zeigen die schon erwähnten schmalen Längsfalten, deren Kuppen, wie Disselhorst zutreffend sich ausdrückt, von einem hohen „fächerähnlichen" Epithel bedeckt sind. In den Thälern zwischen den Falten ist das Epithel niedriger. Auf den Kämmen wie in den Thälern sieht man in der That häufig zwei oder selbst mehr Kernreihen über einander, dazwischen finden sich dann aber auch sehr ausgedehnte Partien, wo nur eine einzige regelmässige Zellreihe vorhanden ist. Ich neige somit mehr dazu, das Epithel für einschichtig zu halten und in der eventuell vorhandenen zweiten Zellreihe Abschnitte benachbarter Zellen zu sehen, wie das bei der vorhandenen Faltung durch Schrägschnitte sehr wohl denkbar ist.

Was die Frage nach Drüsen des *Ductus deferens* anlangt, so wird allgemein angegeben, dass die Samenblase von *Rana fusca* eine drüsige Structur besitze, oder auch, dass sie aus sehr mächtigen verästelten Drüsenschläuchen der lateralen Harnleiterwand hervorgehe. In der That zeigen Querschnitte (senkrecht zur Längsaxe des Organes) einen „drüsigen Bau", d. h. ein labyrinthisches Hohlraumsystem, von einer einfachen Schicht cylindrischer Zellen ausgekleidet, und eingebettet in ein dickes bindegewebiges, von glatten Muskelzellen, reichlichen Gefässen und Pigmentzellen durchzogenes Grundstratum. So bei *Rana fusca* zu Beginn der Brunst, wo die Samenblase noch gänzlich frei von Spermatozoen und somit auch noch nicht maximal vergrössert war. Ob jenes Hohlraumsystem aber in eigentlichem Sinne als „Drüse" bezeichnet werden kann, ist mir doch sehr fraglich. Schon oben wurde erwähnt, dass makroskopisch, resp. mit der Lupe untersucht, die Samenblase sich als ein Körper erweist, der eine Anzahl, durch Scheidewände abgekammerter Räume enthält, und dass diese Räume durch eine Anzahl (7—8) grosser Oeffnungen in die laterale Wand des *Ductus deferens* einmünden. Ob eine Communication der einzelnen Räume unter einander besteht, habe ich nicht festgestellt. Jedenfalls sind diese Räume durch grössere und kleinere Ausbuchtungen, die durch unvollkommene Septa getrennt werden, complicirt, so dass der Durchschnitt wohl das Bild einer „Drüse" giebt. Es ist aber zu beachten, dass die Hohlräume alle verhältnissmässig weit sind, und dass irgendwie besondere Endstücke fehlen. Den Zellen allerdings, die ein sehr wechselndes Aussehen darbieten (stellenweise sehr hoch und scheinbar mehrschichtig, stellenweise niedrig und ausgesprochen einschichtig, vielfach mit hellem, feinkörnigem Inhalt, auch glasigen Buckeln an der Oberfläche versehen), wird eine secretorische Function wohl nicht abzusprechen sein, für die ja auch die oben erwähnte Angabe von Steinach spricht. Im Ganzen scheint mir aber, dass es sich doch mehr um einen vielkammerigen Körper handelt, der eine grössere Quantität Samen vorläufig aufzunehmen und dann durch die Muskulatur seiner Wände zu entleeren vermag, als um eine ausgesprochene Drüse.

Bezüglich der spindelförmigen Erweiterung des *Ductus deferens* von *Rana esculenta* bemerkt Leydig, dass nicht nur diese „eine erweiterte, wie kurzsackige Partie von drüsiger Beschaffenheit" darstelle, „sondern kleinere drüsige Säckchen erstrecken sich wie Knospen an einem guten Theil des an und für sich etwas weiten Harnleiters herab. Das Epithel der Säckchen ist dick und

verleiht ihnen auch histologisch ein drüsiges Wesen". Ich war augenblicklich nicht in der Lage, diese Angaben bei *Rana esculenta* nachzuprüfen. Bei *Rana fusca* finden sich an dem *Ductus deferens*, noch abgesehen von der Samenblase und auch caudal von dieser, Bildungen, die beim ersten Anblick wie drüsige Einsenkungen aussehen, die aber doch wohl als Thäler zwischen den longitudinalen Leisten zu gelten haben, somit höchstens als Krypten bezeichnet werden könnten. Die Leisten selbst, die auf dem Querschnitt wie starre Zotten aussehen, lassen manchmal einen bindegewebigen Grundstock nicht erkennen, so dass sie dann nur Gruppen hoher Cylinderzellen darstellen, zwischen denen die mit niedrigerem Epithel ausgekleideten Thäler wie drüsige Säckchen erscheinen (ähnlich dem Verhalten in den *Ductuli efferentes testis* des Menschen). Aus der Thatsache aber, dass in den meisten der Schleimhauterhebungen der bindegewebige Grundstock deutlich ist, möchte ich schliessen, dass die wie reine Epithelknospen aussehenden Partien terminale Anschnittbilder von Leisten darstellen, welch' letztere man sich ja wohl nicht als durch das ganze Rohr hindurchlaufend, sondern von beschränkterer Länge zu denken hat. Die höhere Form der Zellen auf den Kämmen gegenüber der niedrigeren in den Thälern kann durch die Entspannung der Zellen erklärt werden. Auf Partien, wo der Querschnitt des *Ductus deferens* die Leisten nicht zeigt, ist auch das Epithel gleichmässig und nicht sehr hoch.

Nerven. An Nerven und Ganglien ist der *Ductus deferens* des Frosches sehr arm (Disselhorst).

3. Die Harnblase.

3. Die Harnblase (*Vesica urinaria*).

Die Harnblase des Frosches ist ein dünnwandiger Sack, der eine Ausstülpung der ventralen Cloakenwand darstellt und demzufolge in den ventralen Umfang der Cloake einmündet. Sie ist im Verhältniss zum ganzen Körper von sehr beträchtlicher Grösse. Der Theil, der in die Cloake einmündet, ist stielartig verjüngt, nicht sehr lang, und kann als Blasenhals bezeichnet werden; er liegt zum Theil noch innerhalb der Höhle des kleinen Beckens. Der Hals geht in den geräumigen Hauptheil des Sackes über, der, cranial vom Becken in der Leibeshöhle gelegen, vor allen Dingen in der Querrichtung beträchtlich entwickelt ist und in zwei seitliche stumpfe Zipfel ausläuft. An der gefüllten oder aufgeblasenen Blase wird durch eine mediane Einschnürung, die in dorso-ventraler Richtung über den cranialen Blasenumfang hinwegläuft, eine Scheidung des Organes in zwei seitliche Hälften, die durchaus nicht immer gleich gross sind, oberflächlich angedeutet. Von einer weitergehenden Scheidung im Innern ist aber keine Rede. Die Oberfläche der gedehnten Blase ist glatt, die der contrahirten Blase ist höckerig und lässt die netzförmig zusammenhängenden Stränge und Balken der Muskulatur erkennen.

Die Einmündung der Blase erfolgt durch einen longitudinal verlaufenden Schlitz in der ventralen Cloakenwand, dessen Ränder etwas verdickt sind und eng an einander liegen.

Entwickelung. Ontogenetisch entsteht die Harnblase des Frosches als Ausstülpung der ventralen Cloakenwand an der Grenze des Ectoderm und des Entoderm. Nach H. H. Field ist zu der Zeit, wo die Ausstülpung sich bildet, die Grenze des Ecto- und des Entoderms bereits so verwischt, dass eine genaue Bestimmung, welchem von beiden Keimblättern das Gebiet, von dem aus die Blasenbildung erfolgt, angehört, nicht mehr möglich ist. Die Ausstülpung ist zuerst einfach röhrenförmig, dann wird sie sackförmig, und erst später nimmt sie ihre definitive zweizipflige Form an.

Entwickelung.

Zur Function. Der Zweifel, ob die Flüssigkeit, die die Blase der Frösche oft zu so enormer Grösse ausdehnt, wirklich Harn sei und ob somit die „Harnblase" wirklich diesen Namen verdiene, ist heute aufgegeben. Er gründete sich darauf, dass die Harnleiter nicht in die Blase direct einmünden. Demgegenüber hat schon Dugès 1827 darauf hingewiesen, dass sich die Mündungen der Harnleiter in der dorsalen Cloakenwand gerade gegenüber der Blasenöffnung finden, und dass durch die ober- und unterhalb der letzteren befindlichen Sphinctermuskeln die Cloake derartig abgeschlossen werden könne, dass der Urin direct in die Blase gelangen kann. Da der Urin in der Blase wasserklar ist und in diesem Zustande auch, wie die alltägliche Erfahrung lehrt, ganz für sich entleert werden kann, so muss wohl angenommen werden, dass die an der Grenze des Rectum und der Cloake befindliche Ringmuskulatur normaler Weise einen Abschluss des Rectum bedingt und die Fäces zunächst am unteren Ende des Rectum zurückhält.

Zur Function.

Die Entleerung der Blase erfolgt mit beträchtlicher Kraft. Hieran sind, wie Bernheim hervorhebt, zwei Factoren betheiligt: 1. die quergestreifte Bauchmuskulatur, 2. die glatte Blasenmuskulatur. Die erstere hat an der Kraft, mit der die Entleerung erfolgt, den grösseren Antheil, denn, wenn man die Bauchmuskulatur durchtrennt, so kann die Blase sich zwar auch noch entleeren, aber der Inhalt wird nicht mehr im Strahl herausgetrieben (J. Bernheim). Das Rückenmarkscentrum für die normale Blasenentleerung ist nach den Beobachtungen von Exner in der Höhe des fünften Wirbels gelegen (siehe unter Nerven der Blase).

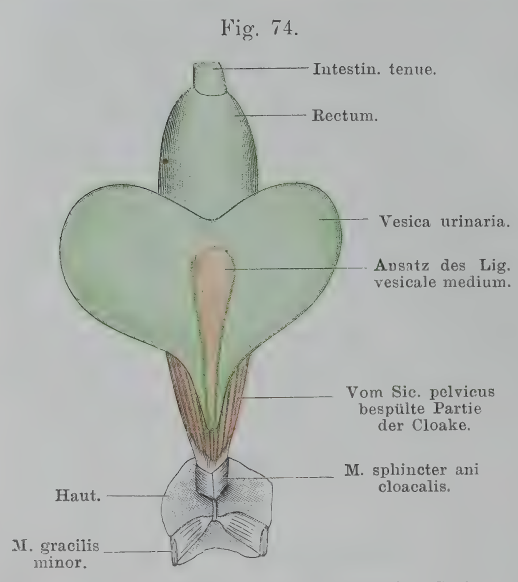
Befestigungen der Blase, Verhalten zum Peritoneum.

Befestigungen der Blase, Verhalten zum Peritoneum.

Ein grosser Theil der Blasenoberfläche wird vom Peritoneum überzogen, das in Form von vier Befestigungsbändern an die Blase herantritt. Es sind zwei mediane und zwei laterale Peritonealduplicaturen, die die Blase mit der Umgebung verbinden. Von den beiden medianen und zugleich sagittalen befestigt das dorsale, das *Ligamentum recto-vesicale*, den mittleren Theil des dorsalen Blasenumfangs an das Rectum, während das ventrale, das *Ligamentum vesicale medium*, den ventralen Blasenumfang mit der ventralen Bauchwand und der *Membrana subvesicalis* in der Gegend

der Beckensymphyse in Verbindung setzt. Die beiden seitlichen Befestigungsbänder, die *Ligamenta vesicalia lateralia* (auf jeder Seite eins) wurzeln in langer Linie an der dorsalen Wand der Leibeshöhle cranial von der Beckenhöhle, sowie an der lateralen Wand des Beckenraumes und gehen an den seitlichen Umfang der Blase.

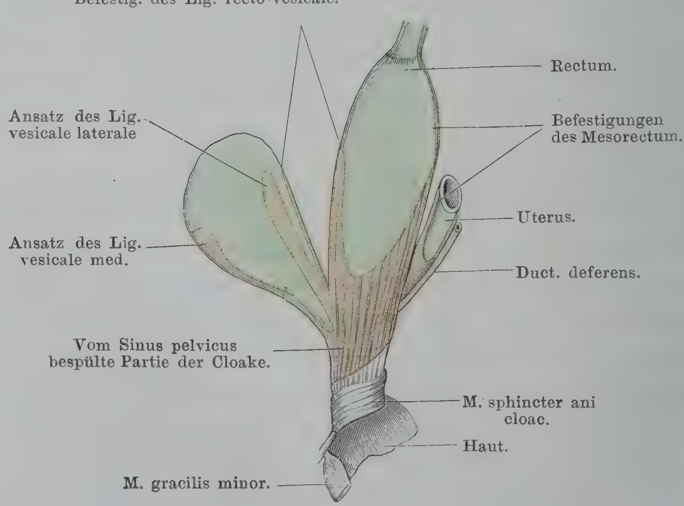
Fig. 74.



Blase, Rectum und Cloake von der Ventralseite. Peritoneum grün, Lymphraum-Endothel braun. Auf das Doppelte vergrössert.

Das *Ligamentum recto-vesicale* besitzt nur eine sehr geringe dorso-ventrale Ausdehnung, so dass in seinem Gebiete die dorsale Blasenwand der ventralen Rectalwand sehr nahe liegt, nur durch den spaltförmigen *Sinus recto-vesicalis* getrennt. Es erstreckt sich

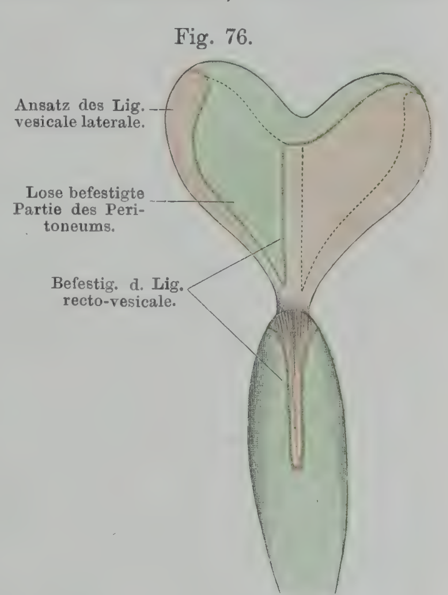
Fig. 75.



Blase, Rectum und Cloake von der linken Seite. Farben wie in voriger Figur. Auf das Doppelte vergrössert.

von der Stelle aus, wo der Blasenhals in die Cloake übergeht, cranialwärts, erreicht aber den Scheitel der Blase nicht. In querer Richtung ist es sehr schmal. Aehnlich verhält sich das *Ligamentum vesicale medium*, das an der ventralen Blasenwand ansetzt, am Halse der Blase beginnt, aber ebenfalls nicht deren Scheitel erreicht. Seine beiden an der Blase aus einander weichenden Lamellen begrenzen hier den *Sinus vesicalis ventralis*, der gegen den Blasenhals hin sich verschmälert. Der Ansatz des *Ligamentum vesicale laterale* jederseits liegt an dem lateralen Umfang der Blase und beginnt hier höher (weiter cranial, dem Scheitel der Blase näher) als die Ansätze der beiden medianen Bänder. Auch die beiden Lamellen dieses Bandes weichen an der Blase aus einander, indem sie den *Sinus vesicalis lateralis* zwischen sich fassen, und ihre Ansatzlinien begrenzen so einen schmalen Streifen des seitlichen Blasenumfanges, der von dem genannten Sinus bespült wird. Am Blasenhalse gehen die verschiedenen peritonealen Grenzlinien natürlich in einander über (Fig. 74 bis 76). Die ganze Blasenoberfläche wird somit unvollkommen in fünf vom Peritoneum überzogene Gebiete getheilt: ein dorsales und ein ventrales jederseits von den medianen Bändern und ein ausgedehntes einheitliches Gebiet, das sich über den ganzen cranialen Umfang, continuirlich von einer Seite zur anderen, streckt. Der Peritonealüberzug verhält sich aber nicht überall gleich. An der ventralen Wand sowie am cranialen Umfang ist er fest mit der Blasenwandung verbunden, dagegen besitzt von der dorsalen Wand nur die craniale einheitliche Zone eine engere Bekleidung durch das Peritoneum, während in dem Gebiete zwischen dem Ansatz des *Ligamentum rectovesicale* und dem des *Ligamentum vesicale laterale* jeder Seite der Peritonealüberzug loser oder fast gar

Fig. 76.



Blase, Rectum und Cloake von der Dorsalseite. Das Rectum ist nach Durchschneidung des Lig. recto-vesicale dorsalwärts umgelegt, um das Verhalten des Peritoneums (grün) und der Lymphräume (braun) an der Dorsalfläche der Blase zu zeigen. Die lose Partie des Peritoneums ist links erhalten, rechts entfernt. Auf das Doppelte vergrössert.

nicht befestigt ist. Hier gehen der *Sinus recto-vesicalis* und der *Sinus vesicalis lateralis* weit in einander über.

Alle vier Blasenbänder schliessen Gefässe ein, die von und zu der Blase treten, die *Ligamenta lateralia* enthalten ausserdem noch die Nerven.

Gefässe der Blase.

Gefässe der Blase.

a) Arterien. Auf jeder Seite treten drei Arterien zu der Blase. 1. *A. vesicalis dorsalis* (Theil II, S. 335) ist ein Ast der *A. recto-vesicalis*, die aus der *A. epigastrico-vesicalis* (aus der *A. iliaca communis*) kommt. Die *A. recto-vesicalis* tritt durch den Sinus im cranialen Rande des *Ligamentum vesicale laterale* zur dorsalen Blasenwand. 2. *A. vesicalis ventralis* (Theil II, S. 336) entspringt aus dem *R. abdominalis externus* der *A. epigastrica communis* (ebenfalls aus der *A. epigastrico-vesicalis* kommend). Diese beiden Blasenarterien stammen also in letzter Instanz beide aus der *A. epigastrico-vesicalis*, die ein Ast der *A. iliaca communis* ist. 3. Zu dem Blasenhalse tritt noch die *A. haemorrhoidalis posterior* (Theil II, S. 340), die aus der *A. pudenda anterior* (*A. glutaea — A. ischiadica*) entstammt. Sie gelangt unter Durchbohrung des *M. compressor cloacae* in den *Sinus pelvicus* und hier zur Cloake und zum Blasenhalse. — Die Verzweigung der ventralen und der dorsalen Blasenarterie ist eine sehr reichliche; beide Arterien anastomosiren unter einander.

b) Venen. Die Blase ist ein Hauptgebiet für den Leberpfortaderkreislauf, dem ihr Blut vor Allem durch die *V. abdominalis* zugeführt wird. Die Hauptvene der Blase ist die *V. vesicalis ventralis* (Theil II, S. 411), die meist als unpaares Gefäss von der ventralen Blasenwand aus durch den im cranialen Rande des *Ligamentum vesicale medium* befindlichen Sinus zur *V. abdominalis* (im *Sinus pubicus*) zieht. An der Blase selbst sammelt sie sich meist aus einer starken *V. vesicalis ventralis posterior* und mehreren *Vv. vesicales ventrales anteriores*, von denen eine in der longitudinalen Furche des cranialen Blasenumfanges verläuft. Letztere lässt sich unter Umständen über die Blase hinweg durch den *Sinus recto-vesicalis* zur ventralen Wand des Rectums verfolgen, sie stellt also eine Verbindung zwischen den Venen der Blase und denen des Rectums her. Die Venen des Blasenhalses hängen durch die der Cloake mit den *Vv. pudendae* (*V. ischiadica*; Theil II, S. 435) zusammen.

c) Lymphgefässe. An der Blase dehnen sich zunächst vier grössere Lymphräume aus, die alle am Blasenhalse in den *Sinus pelvicus* einmünden. Es sind dies: der *Sinus vesicalis ventralis*, der *Sinus recto-vesicalis* und die beiden *Sinus vesicales laterales* (Theil II, S. 526). Der *Sinus vesicalis ventralis* steht noch in Verbindung mit dem *Sinus pubicus*, und zwar durch den röhrenförmigen Raum im cranialen Rande des *Lig. vesicale medium*; der *Sinus vesicalis lateralis* jeder Seite hängt durch den Raum im cranialen Rande des *Lig. vesicale laterale* mit dem *Sinus subvertebralis* zusammen; ausserdem geht er an der Dorsalseite der Blase weit in den *Sinus recto-vesicalis* über. Von den grösseren Lymphräumen gehen stärkere Stämme aus, die sich in feinere Gefässe auflösen. Der *Sinus vesicalis ventralis* hängt mit dem *Sinus recto-vesicalis* durch zwei weite Stämme zusammen, welche längs der Mittellinie verlaufen und durch ein starkes Blutgefäss getrennt werden

(v. Recklinghausen). Dies Gefäss ist die schon erwähnte Vene. Auch von diesen Verbindungsstämmen steigen stärkere und feinere Aeste auf die Seitentheile der Blase herab, die mit den von den anderen Lymphräumen ausgehenden Hauptstämmen communiciren. Fast alle stärkeren Stämme sind paarig, indem sie ein Blutgefäss zwischen sich führen. (v. Recklinghausen; ältere Angaben über die Lymphgefässe der Froschblase siehe bei Panizza und Rusconi.)

Nerven der Blase.

Nerven der Blase.

Zu der Blase tritt von jeder Seite ein *N. vesicalis*, der gewöhnlich als directer Ast vom *N. ischiadicus* abgeht, dicht unter der Stelle, wo sich der *N. ischiadicus* aus der Vereinigung des IX. und X. Spinalnerven gebildet hat; selten entspringt er aus dem *N. spinalis X*, resp. aus einem Verbindungsnerven zwischen *N. spinalis X* und *N. spinalis XI*. (In der Schilderung des *N. vesicalis* in Theil II, S. 213 sind leider zwei Druckfehler unberichtigt geblieben; es muss heissen: der Nerv entspringt unterhalb der Vereinigung des *Nn. spinales IX* und *X*, er kann aber auch die Hauptverbindung zwischen dem *N. X* und dem *N. XI* herstellen.) Der *N. vesicalis* verlässt den *N. ischiadicus*, während dieser die *Membrana abdomino-pelvica* durchsetzt, und tritt am cranialen Rande des *M. compressor cloacae* aus der genannten Membran heraus zwischen die Platten des *Ligamentum vesicale laterale* und in diesem zum Blasenhalse. Das weitere Verhalten findet bei der Schilderung des Baues der Blase Erwähnung.

Der *N. vesicalis* führt markhaltige und marklose Fasern, bezüglich der letzteren ist an die zahlreichen *Rami communicantes* der *Nn. spinales IX* und *X* zu erinnern (Theil II, S. 223; siehe auch *Plexus ischio-coccygeus*, Theil II, S. 210 und die Angaben über den Verlauf sympathischer Elemente in den Spinalnerven, Theil II, S. 227).

Was die physiologische Natur der in dem *N. vesicalis* verlaufenden Fasern anlangt, so sind nachgewiesen: erregende Fasern für die Blasenmuskulatur, Vasconstrictoren und sensible Fasern.

Erregende Fasern für die Blasenmuskulatur stammen nach Steinach und Wiener aus dem VIII., IX. und X. Spinalnerven, und zwar aus den dorsalen wie aus den ventralen Wurzeln derselben. Reizung der genannten Wurzeln hat entweder ausgesprochen einseitige oder doppelseitige erregende Wirkung auf die Blasenmuskulatur. (Die doppelseitige Wirkung erklärt sich aus dem von Bernheim festgestellten Faseraustausch der beiderseitigen Nerven; siehe unten.) Der specielle Verlauf der Fasern von den spinalen Wurzeln bis zum *R. vesicalis* ist genau noch nicht festgestellt (siehe Theil II, S. 224).

Da die histologischen Befunde für eine directe Innervation der Blasenmuskulatur durch die geraden Fortsätze der automatischen Blasenganglienzellen sprechen, so ist die Annahme gerechtfertigt, dass die aus den genannten Spinalnervenwurzeln stammenden Fasern eben jene Ganglien der Blasenwandung beeinflussen. (Siehe Verhalten der Nerven innerhalb der Blasenwandung.)

Für die Frage nach dem Rückenmarkcentrum der Blaseninnervation ist die Beobachtung Exner's von Bedeutung, wonach bei Fröschen, deren Rückenmark in der Höhe des fünften Wirbels oder dessen nächster Umgebung zerstört ist, eine ganz colossale Erweiterung der Blase eintritt. Die Blasenmuskulatur erweist sich als gelähmt; die Blase kann nur noch „ausgedrückt", aber nicht mehr von dem Thiere selbst entleert werden, und sie dehnt sich zu so enormer Grösse aus, dass ihre Wand zu einem ganz dünnen Häutchen ausgezerrt wird, das

Thier selbst aber völlig unförmlich anschwillt. Wird die Blase der operirten Thiere nicht künstlich ausgedrückt, so erlangt sie ein Volumen, welches das des ganzen Thieres weit übertrifft. Es muss somit im Rückenmark in der Höhe des fünften Wirbels ein Centrum liegen, an dessen Intactheit die normale Function der Blasenmuskulatur geknüpft ist. Gefässconstrictoren für die Blase stammen nach Waters aus dem *N. spinalis IX.* Reizung des Stammes desselben bewirkt, wenn auch nicht ganz regelmässig, Contraction der Blasengefässe. (Dies ist richtig schon auf S. 224 des II. Theiles angegeben; die Bemerkung auf S. 213 ebenda enthält irrthümlich die Zahl XI statt IX.)

Dass ein Theil der markhaltigen Fasern des *N. vesicalis* sensibler Natur ist, wird durch die histologischen Befunde begründet (siehe diese).

(Mit Rücksicht auf die Originalangaben der Autoren bemerke ich noch besonders, dass ich den ersten vorhandenen Spinalnerven des erwachsenen Frosches als *N. spinalis II* zähle, was er seiner Natur nach ja auch ist.)

Bau der Blasenwandung.

Bau der Blasenwandung.

Die Blasenwandung besitzt nicht überall die gleiche Dicke. Am dicksten sind die Partien, denen das Peritoneum eng anliegt, also vor Allem der ventrale und craniale Umfang. Sehr viel dünner ist dagegen die Dorsalwand, soweit sie von Lymphräumen bespült wird. An den dickeren Partien lassen sich drei Schichten der Wandung unterscheiden: 1. *Tunica mucosa*; 2. *Tunica muscularis*; 3. *Tunica serosa.* — An den dünnen Partien ist diese Schichtung nicht deutlich. Die Nerven und die Gefässe durchsetzen alle drei Schichten.

1. *Tunica mucosa.*

Die Blasenschleimhaut besteht aus einem Epithel und einem subepithelialen *Stratum proprium.*

Das Epithel ist ein geschichtetes. Nach List, dem ich in der nachstehenden Schilderung zunächst folge, sind drei Schichten zu unterscheiden, eine obere, eine mittlere und eine untere. Letztere sitzt der Bindegewebslage auf. Sämmtliche Zellen, mit Ausnahme der nachher besonders zu schildernden Becherzellen, sind wohl ausgebildete „Riffzellen". Die ein- oder zweikernigen Zellen der oberen Schicht zeigen gegen das Cavum der Blase zu eine Vorwölbung von der Form eines mehr oder weniger grossen Kugelsegmentes. Von der Fläche betrachtet erscheinen sie als polygonale, meist sechsseitige Felder; im Uebrigen schwankt die Form von der der Cylinderzelle bis zu der der Flügelzelle. Letztere sind bald mehr im Breiten-, bald mehr im Höhendurchmesser entwickelt, und gegen die mittlere Schicht mit Aushöhlungen versehen, die die Zellen dieser Schicht aufnehmen. Auch besitzen sie Fortsätze, die bis in die tieferen Schichten reichen. Oft sind sie von der Seite her comprimirt. Die mittlere Schicht besteht aus Zellen, die eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit der Form zeigen: es finden sich hier sphärische, cubische, cylinderförmige und keilförmige Riffzellen. Die sphärischen sind die kleinsten von ihnen. Auch die Zellen der unteren Schicht zeigen einen grossen Formenreichthum, sind aber in der Regel kleiner als die der mittleren Schicht. Man kann cylinderförmige, keulenförmige, keilförmige und sphärische Zellen unterscheiden. Die Zellen der unteren Schicht sitzen wahrscheinlich mit glatter Fläche der Bindegewebsschicht auf.

Die Form der Zellen in den einzelnen Schichten ist von dem Zustande der Blase ausserordentlich abhängig. Je mehr die Blase ausgedehnt wird, um so dünner wird die Schicht des Epithels, um so platter die einzelnen Zellen, die auf dem Querschnitt die Form von Spindeln annehmen (Schiefferdecker). Die Zellen der obersten und der mittleren Lage sind den Veränderungen am meisten ausgesetzt (List). Zwei instructive Abbildungen von Oberflächenansichten des Epithels der contrahirten und der gedehnten Blase des Frosches gab Oberdieck. Die Zellpolygone der gedehnten Blase sind erheblich grösser als die der contrahirten.

Im Epithel der Blasenschleimhaut des Frosches finden sich nun ferner noch Becherzellen (Schiefferdecker 1883, List 1884). Sie liegen zwischen den übrigen Epithelzellen, und zwar in der oberen und der mittleren Schicht ohne erkennbare Regel verstreut und in verschiedener Anzahl bei den einzelnen Individuen. Bei mehreren Individuen fand List ein zahlreicheres Vorkommen der Becherzellen im Blasenhalse. List unterscheidet der Form nach zwei verschiedene Arten dieser Zellen: eigentliche Becherzellen, die als selbständige Gebilde (einzellige Drüsen) angesehen werden müssen, bereits in der mittleren Epithelschicht deutlich differenzirt sind und nicht in den Entwickelungskreis gewöhnlicher Epithelzellen hineingehören, sowie andererseits becherähnliche Zellen, die nur veränderte gewöhnliche Cylinderzellen der oberen Schicht darstellen. Die eigentlichen Becherzellen sind entweder kugelig-blasenartig oder cylindrisch-walzenförmig, oder sie sind mit einem Fortsatze versehen (gestielte Becherzellen). Die ungestielten sind im Blasenepithel am zahlreichsten. Die gestielten wie die ungestielten Becherzellen der obersten Schicht besitzen manchmal einen längeren oder kürzeren Hals. Die kleinsten Becherzellen (gestielt oder ungestielt) liegen geschlossen in der mittleren Schicht des Epithels. In der oberen Schicht werden nur selten geschlossene Becherzellen gefunden, die meisten Becherzellen, die bis an die Oberfläche reichen, besitzen eine Oeffnung (Stoma). Die Stomata liegen in den durch das Auseinanderweichen der Epithelzellen hervorgebrachten rinnenartigen Vertiefungen. Die Becherzellen sind functionell als einzellige Drüsen anzusehen, die zeitweise ein schleimartiges Secret ausstossen. Ein Untergang der Becherzellen kommt vor (List).

Schiefferdecker unterscheidet zwei von der Hauptmasse des Blasenepithels abweichende Zellarten: 1. dunklere, grob granulirte und 2. helle, homogene oder nur sehr wenig granulirte, und fasst die zweite Form als eine durch Umwandlung aus der ersten hervorgegangene auf. Diese Umwandlung ist als der Ausdruck der Thätigkeit der Zelle anzusehen.

Zuerst hat wohl Lavdowsky (1872) im Blasenepithel des Frosches „becherförmige Zellen" beschrieben, „die mit bekannten Becherzellen viel Aehnlichkeit haben". Eingehender beschrieben wurden dann die „einzelligen Drüsen" der Amphibienharnblase von Schiefferdecker (1883), unabhängig von ihm und fast gleichzeitig fand und untersuchte sie List (1884), der auch die Bezeichnung „Becherzellen" auf sie anwandte. Von einigen Differenzpunkten abgesehen, auf die einzugehen hier nicht der Ort ist, stimmen beide Forscher darin überein, dass jene Zellen Gebilde *sui generis* darstellen, nicht aber aus anderen Epithelzellen hervorgehen.

Mehrzellige Drüsen kommen in der Blasenschleimhaut des Frosches nicht vor.

Stratum proprium. Das *Stratum proprium* der Schleimhaut besteht aus dichtem Bindegewebe mit zahlreichen Gefässen und nervösen Elementen, und

wird auch von dünnen Zügen glatten Muskelgewebes durchsetzt. An der contrahirten Blase legt es sich in zahlreiche verschieden hohe Falten. Diffuse Anhäufungen von Lymphzellen in der Blasenschleimhaut sind schon durch v. Recklinghausen bekannt; ich kann sie bestätigen.

2. *Tunica muscularis.*

Glattes Muskelgewebe bildet den wesentlichen Bestandtheil der Blasenwandung. Die Muskelzellen bilden keine zusammenhängende Schicht, sondern sind zu gröberen und feineren Bündeln vereinigt, die vielfach verästelt und unter einander zusammenhängend ein Netzwerk mit grösseren und kleineren muskelfreien Maschen bilden. Eingelagert sind die Muskelstränge in ein bindegewebiges Stroma, das in das subepitheliale und das subperitoneale Bindegewebe unmittelbar übergeht. Es ist reich an zelligen Elementen. Das Muskelstratum ist nicht an allen Theilen der Blasenwand gleich stark entwickelt. So tritt es sehr zurück an den Partien der Dorsalwand, an denen sich Lymphräume ausbreiten. Am stärksten ist dagegen das Muskelgewebe an den Stellen, denen das Peritoneum eng anliegt. Klebs constatirte die Anhäufung besonders starker, longitudinal verlaufender Muskelbündel in der Medianebene. Sie ziehen hier neben den Gefässen, „wie ein von vorn nach hinten über die Wölbung der Blase gelegter Ring“ hin, und verhindern so eine stärkere Ausdehnung der Blase in dieser Richtung. Die weitere Vertheilung der Muskelfasern ist nach Klebs die, dass von dem medianen Muskelbande Zweige abgehen, die in ihrer weiteren Verbreitung durch gegenseitiges Verschmelzen und Anastomosiren ein die ganze Blase überziehendes Maschennetz bilden. Mehrfache sich kreuzende Lagen finden sich nur in der Nähe der medianen Furche, in den Seitentheilen sind sie nur sehr selten anzutreffen. Hier zweigen sich aber von den stärkeren Balken dünnere Züge ab, die sich dem nächsten stärkeren Zug sogleich wieder anlegen. So entstehen etwas eckige Maschen, die überall von Muskelsubstanz umsäumt sind und die daher bei Contraction der gefüllten Blase als kleine Buckel auf der Oberfläche hervortreten. Es erhält diese letztere dadurch ein chagrinartiges Aussehen.

3. *Tunica serosa.*

Aussen von der Muskelschicht folgt noch eine Bindegewebsschicht, der das Serosaepithel aufsitzt. An verschiedenen Stellen (siehe S. 268) kommt es zur Entwickelung ausgedehnter subseröser Lymphräume, die dann von einem Endothel ausgekleidet sind. In grösster Ausdehnung gilt dies von der dorsalen Blasenwand, die sehr dünn ist und, wie schon gesagt, eine Schichtung in mehrere Lagen nicht unterscheiden lässt.

Verhalten der Nerven innerhalb der Blase.

Die *Nn. vesicales*, die an die Blase herantreten, enthalten markhaltige und marklose Fasern, letztere in grösserer Anzahl. Markhaltige und marklose Fasern sind auch in der Blasenwand verbreitet, ausserdem finden sich hier aber noch vielfach grössere und kleinere Ganglien, und auch isolirte Nervenzellen.

Ueber den Zusammenhang, die Endigungen und die functionelle Bedeutung aller dieser nervösen Elemente liegt eine sehr grosse Literatur mit vielfach widerspruchsvollen Angaben vor; ja wegen ihrer Dünne ist die Blasenwandung des Frosches ein ganz besonders beliebtes Object zur Untersuchung des Verhaltens der Nerven zu den glatten Muskeln, sowie sensibler Nervenendigungen

geworden. Ich gebe im Nachfolgenden vor allen Dingen die Resultate der neuesten Untersuchungen, die (1900) unter Arnstein mit Hülfe der Methylenblaumethode von Grünstein angestellt sind.

Bezüglich der gröberen Vertheilung der Nerven sind noch einige Angaben vorauszuschicken. Nach Bernheim treffen die beiden *Nn. vesicales* am Blasenhalse mit mehreren grösseren Ganglienhaufen zusammen, die durch Aeste mit einander zu einem Ringe verbunden sind. Aus diesem Ringgeflecht entwickelt sich ein Fundamentalplexus (Bernheim; Grundplexus, Klebs). Mehrere Aeste, die noch vereinzelte Ganglienzellen enthalten, eilen der hinteren und seitlichen Blasenwand entlang, kleinere Aestchen gehen abwärts zu der unterhalb des Ringes gelegenen Blasenpartie. In der Furche aber, welche die Blase in zwei Hälften trennt, steigen mehrere grössere Nervenstämme empor, die von beiden Seiten zusammenkommen und einen Plexus bilden, in dem sich kleinere Gruppen von Ganglienzellen unregelmässig vertheilt finden. Durch diesen Theil des Fundamentalplexus findet ein Austausch zwischen der rechten und der linken Blasenhälfte statt (siehe oben S. 269). Der Fundamentalplexus enthält markhaltige und marklose Fasern. Aus dem Fundamentalplexus lässt Bernheim zwei secundäre Plexus hervorgehen, einen in der Muscularis gelegenen motorischen, und einen subepithelialen sensiblen, deren jeder schliesslich in einen tertiären Plexus übergeht, dessen Elemente die Terminalfibrillen bilden. (Klebs unterschied seinerzeit ausser dem Grundplexus noch ein der inneren Blasenoberfläche nahe gelegenes intermediäres sowie ein intramusculäres Netz, welch' letzteres zum grössten Theile aus Zweigfasern des intermediären Netzes gebildet sein sollte.)

Das feinere Verhalten der nervösen Elemente in der Froschharnblase gestaltet sich nun nach Grünstein folgendermaassen. Die isolirten wie die in Nestern zusammenliegenden Zellen sind die für den Froschsympathicus charakteristischen Elemente: runde oder ovale Zellen mit einem oder zwei Ausläufern, und aussen umsponnen von einem pericellulären Apparat, d. h. einem Flechtwerk von feinen varicösen Fäden.

Der pericelluläre Apparat kann von einer, aber auch von mehreren Fasern gebildet werden, d. h. es kann eine Zelle Eindrücke von verschiedenen Seiten erhalten; andererseits finden sich Fasern, die Seitenäste abgeben und so sich an der Bildung mehrerer pericellulärer Apparate betheiligen. Die pericellulären Fasern lassen sich oft weit verfolgen; niemals liess sich an ihnen innerhalb der Blasenwand eine Markscheide constatiren. So ist es nach Grünstein wahrscheinlich, dass hier in der Blase die pericellulären Apparate von marklosen Fasern gebildet werden, wenn auch die Möglichkeit, dass die Fasern ausserhalb der Blase marklos sind, nicht ganz ausgeschlossen werden kann. [Hierzu ist an die oben (S. 269) erwähnten Experimente von Steinach und Wiener zu erinnern, die es in der That wahrscheinlich machen, dass spinale (markhaltige) Fasern den pericellulären Apparat erzeugen und vermittelst desselben auf die Ganglienzellen wirken.]

Die anderen marklosen Fasern sind nach Grünstein motorisch und gehen zu den glatten Muskelzellen. Die Herkunft dieser Fasern ist nicht immer zu ermitteln, doch gelang es Grünstein auch hin und wieder, eine solche marklose Nervenfaser von ihrem Ursprung aus einer (mit pericellulärem Apparat umgebenen) Nervenzelle bis zur Muskelzelle zu verfolgen. Damit ist also der Nachweis erbracht, dass automatische Nervencentren der Harnblase die glatte Muskulatur versorgen.

Die markhaltigen Fasern in der Harnblase unterscheidet Grünstein als dünne und als dicke. Das Verhalten der dünnen Fasern bleibt räthselhaft; in einer Beobachtung sah Grünstein eine solche Faser sich in ein grosses breitmaschiges Netz markloser Fäden auflösen. Welche Bedeutung dieser Endigung zuzuschreiben ist, blieb unbestimmt. Dagegen kann von den dicken markhaltigen Fasern gesagt werden, dass sie alle cerebrospinalen Ursprungs und sensibler Natur sind. Sie besitzen alle den eigenartigen Endapparat, den Ehrlich zuerst in der Froschharnblase gesehen hat. Ehrlich beschrieb die Endigungen „als ziemlich grosse rundliche Flecken, die aus der successiven Theilung einer einzigen markhaltigen Nervenfaser hervorgehen. Die Terminalfasern dieser Verzweigungen tragen sämmtlich endständige Knöpfe". Solche Endapparate („Endbäume") sind in sehr grosser Menge vorhanden, Grünstein sah Präparate, wo das ganze Sehfeld von ihnen eingenommen war. Bald liegen sie mehr isolirt, bald dichter zusammen. Nach ihrem Verhalten zu der markhaltigen Faser sind sie als terminale und als laterale zu unterscheiden: die terminalen sitzen am Ende der markhaltigen (aber vorher ihr Mark verlierenden) Nervenfaser, die lateralen werden von myelinlosen Collateralen markhaltiger Fasern, die an den Ranvier'schen Einschnürungen abgehen, gebildet. Was die Lage der Endbäumchen anlangt, so nimmt Grünstein an, dass sie im subepithelialen Gewebe liegen. Intermuskuläre sensible Endapparate besitzt die Harnblase des Frosches nicht, was sich aus der Dünne der Wandung und dem Fehlen verschiedener Muskelschichten erklärt.

Hinsichtlich des Zahlenverhältnisses der Nerven zu den glatten Muskeln in der Harnblase des Frosches fand Engelmann (1869), dass viel weniger Nervenendigungen als Muskelfasern vorkommen. Die meisten Nervenendigungen finden sich in der Umgebung der Ganglien, die beiderseits von der Medianebene an der Hinterwand der Blase liegen. Bis auf 3 bis 4 mm Abstand von diesen Ganglien erhalten beinahe alle Muskelbälkchen Nervenfasern, doch ist auch hier die Anzahl der Nervenfasern noch geringer als die der Muskelfasern. In grösserer Entfernung von den Ganglien nimmt die Zahl der Nervenfasern noch mehr ab. Engelmann giebt an, oft in einer Ausdehnung von viel mehr als 100 Muskelfasern keine Spur einer Nervenendigung, nicht einmal von Nervenfasern gefunden zu haben, und zwar in denselben Präparaten, in denen an anderen Stellen die Nervenendigungen vortrefflich erhalten waren.

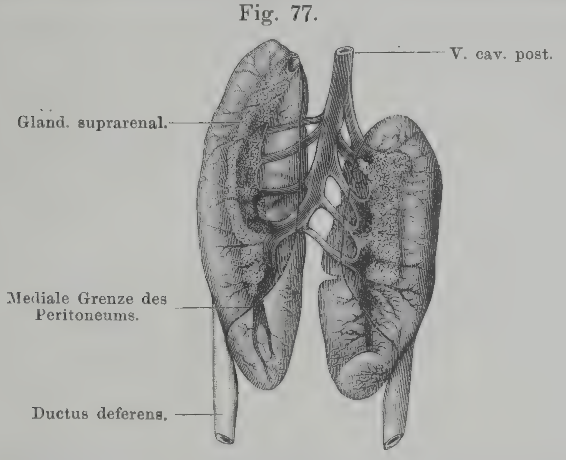
Literatur. Bezüglich der früheren Literatur mögen nur wenige Angaben gemacht sein. Die erste eingehende Untersuchung der Nerven der Froschharnblase stammt von Klebs (1865); ihm folgten Engelmann (1869), Tolotschinoff (1869), Arnold (1871), Ladvowsky (1872), Löwit (1875), Gscheidlen (1877), Lustig (1881) und W. Wolff (1882). Wolff erklärte wohl zuerst, dass die Innervation der glatten Muskulatur von den automatischen Ganglienzellen der Blasenwandung aus erfolgt, während die markhaltigen Fasern sensibel seien. In der Methodik der Untersuchung schliesst sich den genannten Forschern noch Bernheim an, auf dessen physiologische Versuche hier nur hingewiesen werden kann. Den wesentlichsten Fortschritt brachte die Methylenblaumethode, die Ehrlich 1886 an Stelle der bisher geübten Vergoldung setzte. Ehrlich selbst demonstrirte schon 1886 in der Froschharnblase die sensiblen Endbäumchen und erkannte richtig die Natur des pericellulären Apparates der sympathischen Ganglienzellen. Arnstein, Cuccati wendeten in der Folge die Methylenblaufärbung auf die Froschharnblase an; die Resultate Cuccati's weichen in manchen Punkten von denen Grünstein's ab.

4. Die Nebenniere (*Glandula suprarenalis*).

4. Die Nebenniere.

Die Nebenniere (Fig. 77) ist ein Körper, der der Ventralfläche der Niere unmittelbar aufliegt und mit ihrer Substanz sowie mit den Anfängen der *Vv. renales revehentes* untrennbar verbunden ist. Im frischen Zustande besitzt sie eine goldgelbe Farbe und hebt sich sehr deutlich von der braunen Niere ab. Der Körper ist schmal und sehr platt, bandartig, so dass er auch nicht über die Ventralfläche der Niere prominirt. Seine Länge und Breite wechseln etwas. Vorn beginnt er an dem vorderen Nierenende, bald an der abgestumpften

Fig. 77.



Asymmetrisch ausgebildete Nieren bei einem Männchen von Rana esculenta. Zweimal vergrössert, Ventralansicht. Die Arteriae renales, sowie die Vasa efferentia testis sind weggelassen und nur die Venae renales revehentes und der Anfang der V. cava posterior sind dargestellt. An der Spitze der rechten Niere ist die vorderste V. renalis revehens abgeschnitten, man blickt hier in den venösen Sinus der ventralen Nierenfläche hinein. Die mediale Grenze des Peritoneums ist auf beiden Nieren angegeben.

Spitze selbst, bald in einiger Entfernung hinter derselben. Das caudale Ende der Nebenniere erreicht die hintere Nierenspitze niemals, sondern hört meist an der Peritonealgrenze (auf der Grenze zwischen dem mittleren und dem hinteren Drittel der Niere) auf. Hin und wieder liegt eine kleine hinterste Partie der Nebenniere noch auf dem hinteren Drittel der Niere, das schon in den *Sinus subvertebralis* blickt; manchmal wird aber auch die Peritonealgrenze nicht erreicht (Fig. 77). Lateral wie medial von der Nebenniere bleibt je ein Streifen der ventralen Nierenoberfläche unbedeckt; der mediale dieser Streifen ist oft breiter als der laterale, d. h. die Nebenniere liegt oft dem lateralen Nierenrande näher als dem medialen. Bei *Rana fusca* scheint dies die Regel zu sein, während bei *Rana esculenta* die Nebenniere oft auch mehr in der Mitte der Niere liegt.

Schon makroskopisch erscheint die Nebenniere nicht als homogener compacter Körper, sondern lässt eine Zusammensetzung aus einzelnen goldgelben, körnerähnlichen Massen erkennen, die auch kurze verästelte Stränge formiren: der Körper bietet ein granulirtes Aussehen, oder wird durch quere, mehr oder minder parallele Furchen in einzelne Stränge zerlegt. Manchmal ist auch eine Zerfällung des ganzen Organes in einzelne grössere Partien erkennbar. Auch seine Begrenzung ist keine ganz scharfe und bestimmte; die Nebennieren verschiedener Individuen erweisen sich bald als breiter, bald als schmaler. Der laterale Begrenzungsrand ist meist in toto convex gekrümmt, der mediale dagegen vielfach eingebuchtet. Letzteres hängt mit den sehr deutlich erkennbaren topographischen Beziehungen der Nebenniere zu den *Vv. renales revehentes* zusammen. Der auf der Ventralfläche der Niere gelagerte oberflächliche Venensinus wird von den Strängen der Nebenniere allseitig umgeben und schimmert nur zwischen den Lücken der Zellstränge hervor. Die Zellmassen schieben sich aber meist auch noch von diesem Sinus aus kurze Strecken weit an den einzelnen *Vv. renales revehentes*, die aus jenem Sinus hervorgehen, medialwärts vor, und so kommt eben der vielfach eingebuchtete mediale Contur des Organes zu Stande.

Bau der Nebenniere.

Bau der Nebenniere.

Die Nebenniere des Frosches besteht aus verschieden gestalteten soliden Zellmassen, die sich in engster Nachbarschaft der *Vv. renales revehentes* finden (Fig. 64 auf S. 244).

In der Anordnung und Form dieser Zellmassen unterscheiden sich bei Winterfröschen die oberflächlichen Partien des Organes ein wenig von den tiefen Lagen. Der oberflächliche Theil ist lockerer gefügt; er besteht aus einzelnen rundlichen oder ovalen Zellhaufen, die den weiten Wurzeln der *Vv. renales revehentes* eng angelagert sind. Oft sind sie sogar in der Wand der Vene selbst gelegen (Stilling). In der Tiefe, wo die Gefässe sehr viel enger sind, besitzt auch die Nebenniere ein compacteres Gefüge; die Zellmassen bilden hier verästelte und anastomosirende Stränge, die durch die Gefässe getrennt werden. Die Nebenniere des Sommerfrosches besitzt eine gleichmässigere Structur; sie ist fast durchweg aus verzweigten Balken von annähernd gleicher Dicke aufgebaut (Stilling).

Die vereinzelten rundlichen Haufen wie die anastomosirenden Stränge sind solide Zellanhäufungen, ein Lumen ist in ihnen nicht vorhanden. Nach aussen abgegrenzt werden sie durch eine *Membrana propria* (Stilling; Eberth vermisste eine solche). Die tiefen Massen der Nebenniere stossen unmittelbar an die Harncanälchen der Niere an, eine besondere Trennungsschicht oder abgrenzende Hülle ist nicht vorhanden.

Formen der Zellen. Unter den Zellmassen der Nebenniere sind vor Allem zweierlei sehr verschiedene Elemente aus einander zu halten: die epi-

thelialen oder Rindenzellen und die Mark- oder sogenannten chromaffinen Zellen. Die Bezeichnungen „Rindenzellen" und „Markzellen" sollen dabei nur ausdrücken, dass die so benannten Elemente den gleichnamigen Zellen der Säugethiernebenniere entsprechen; in der Froschnebenniere liegen sie aber, wenn auch nicht ganz regellos, so doch derartig unter einander, dass von einer etwa durch sie charakterisirten Rinden- und Markschicht keine Rede ist.

Zu diesen zwei schon länger gekannten Zellformen kommt, wie H. Stilling neuerdings gefunden hat, im Sommer noch eine dritte Form, die von ihrem Entdecker, eben wegen ihres Auftretens im Sommer, den Namen Sommerzellen erhalten hat, und deren Beziehung zu den anderen Elementen noch unklar ist.

Lagerungs- und Mengenverhältnisse der Rinden- und Markzellen zu einander. Die Epithel- oder Rindenzellen bilden bei Weitem die Hauptmasse des Organes, das somit auch geradezu als ein epitheliales bezeichnet werden kann. [A. Kohn stellt in histologischer Beziehung die Nebenniere als „Epithelkörper" den unter den Kiemenspaltenderivaten (S. 215) erwähnten Epithelkörpern an die Seite.] Das Verhalten der Rinden- zu den Markzellen gestaltet sich nach H. Stilling folgendermaassen. Die oberflächlichste locker gefügte Schicht der Nebenniere besteht aus kugeligen Zellhaufen, deren Elemente ausschliesslich den Charakter der Rindenzellen besitzen. Sie liegen dem ventralen Umfange der grossen Venen an. In den tieferen mehr compacten Schichten des Organes finden sich ausser den Rindenzellen noch Markzellen. Die Rindenzellen bilden verästelte, anastomosirende Zellstränge, die durch die Venen getrennt werden. Sie werden in namentlich bei Winterfröschen zahlreiche Unterabtheilungen zerlegt durch Markzellen, die einzeln oder zu mehreren sich in die Zellstränge zwischen die Elemente derselben einschieben. In den mittleren Theilen der Nebenniere bilden die Markzellen sogar selbständige grössere und kleinere Zellhaufen (nach den Enden und nach beiden Seiten der Nebenniere hin werden die Gruppen kleiner), und diese Zellhaufen, die unregelmässig gestaltet sind, schieben Ausläufer in die aus Rindenzellen bestehenden Zellstränge vor. Alle Markzellen, die einzelnen Zellen, sowie die kleineren und grösseren Haufen von solchen, stehen durch die ganze Nebenniere hindurch continuirlich unter einander in Zusammenhang: die grösseren Massen stehen mit den kleineren und diese mit den einzelnen Zellen, welche sich zwischen den Rindenzellenanhäufungen finden, in Verbindung. Von der Niere werden die Markzellengruppen durch eine zusammenhängende Schicht von Rindensubstanz abgegrenzt.

Bei den Sommerfröschen constatirte Stilling eine Abnahme der Markzellen. Grössere Markzellenhaufen fehlen dann oder sind nur sehr spärlich vorhanden, und das Zurücktreten der Markzellen innerhalb der Zellstränge bedingt eine grössere Gleichmässigkeit dieser, die nicht mehr in so viele Unterabtheilungen zerlegt sind.

Die Einzelzellen. Ueber die Charaktere der einzelnen Zellformen in der Froschnebenniere ist bisher Folgendes ermittelt:

1. Die Rinden- oder Epithelzellen sind, nach H. Stilling, zweierlei Art. In den kugeligen Haufen der oberflächlichen Schicht der Nebenniere findet Stilling feinkörnige Zellen mit rundem oder ovalem Kern, die sich nicht deutlich von einander abgrenzen und kein Fett im Innern enthalten. Sie gleichen den Elementen der *Zona glomerulosa* der höheren Wirbelthiere. Der weitaus grösste Theil der Rindenzellen aber wird von Elementen gebildet, die beträcht-

liche Dimensionen haben, sich gut von einander abgrenzen und mehr oder weniger stark mit Fetttröpfchen angefüllt sind. Die Fetttröpfchen sind verschieden gross, oft so zahlreich, dass sie zu grösseren Tropfen zusammenfliessen, und ihnen verdankt die Nebenniere ihre goldgelbe Farbe. Sie bleiben in den meisten Rindenzellen sogar bei Thieren erhalten, die den ganzen Winter ohne Nahrung gehalten wurden. Die Form dieser Zellen wechselt je nach ihrer Anordnung innerhalb der Stränge. Sie können schmal und lang, aber auch kürzer oder breiter, polygonal gestaltet sein.

2. Die Markzellen (chromaffinen Zellen, A. Kohn). Die zweite Kategorie von Zellen, den Markzellen der Säugernebenniere entsprechend, sind grösser als die Rindenzellen und fallen durch ihre dunklere Färbung auf. Der Längsdurchmesser der Zellen steht meist zu dem Längsdurchmesser des Gefässes, dem sie aufliegen, senkrecht; die Kerne sind von der Gefässwand abgekehrt. Auch in den grösseren Markzellenhaufen ist die Richtung der Elemente stets durch das Verhältniss zu den Blutgefässen, zwischen denen sie liegen, bedingt. Eine besondere Eigenheit dieser Zellen liegt in ihrem Verhalten gegenüber Lösungen von *Kalium bichromicum*: durch diese werden sie intensiv gelb oder braun gefärbt und heben sich dann besonders deutlich gegen die übrigen Elemente ab. Auf Grund dieser Eigenheit wurden sie eben von A. Kohn als chromaffine Zellen bezeichnet (chromophile Zellen, H. Stilling). H. Stilling hebt hervor, dass die Braunfärbung keine gleichmässige ist, sondern dass innerhalb derselben ungefärbte Stellen hervortreten, die theils Vacuolen, theils wirklich ungefärbt gebliebene Protoplasmapartien sind. Diese chromaffinen Zellen, die auch die Marksubstanz der Säugernebenniere bilden, bieten ein grosses Interesse dar und sind vielfach Gegenstand besonderer Untersuchung gewesen. Sigmund Mayer sprach 1872 zuerst ihre Identität mit Gebilden aus, die er im Sympathicus verschiedener Amphibien gefunden und als besondere, den typischen Sympathicuszellen gegenüberzustellende Zellen unterschieden hatte. Im Sympathicus des Frosches kommen sie in Form der von S. Mayer so genannten „Zellennester“ vor, die Mayer auch geradezu als den sympathischen Ganglien beigegebene Marksubstanz der Nebenniere bezeichnet. Nachdem auf entwickelungsgeschichtlichem Wege die Abstammung der den sympathischen Ganglien beigesellten chromaffinen Zellgruppen von den sympathischen Ganglienzellen selbst bei verschiedenen Wirbelthierformen nachgewiesen worden ist, hat A. Kohn eine neue Vorstellung dahin formulirt, dass die chromaffinen Zellen thatsächlich besondere Elemente des Sympathicus darstellen, deren Vorhandensein zwischen den eigentlichen, epithelialen, Elementen der Nebenniere in ähnlicher Weise verstanden werden müsse, wie das ganz gewöhnliche Vorkommen nervöser Elemente in allen möglichen Organen. (Siehe die Bemerkungen über die Literatur am Schlusse dieses Abschnittes.)

3. Die Sommerzellen (H. Stilling). Als ein auffallendes Merkmal der Nebenniere eines Sommerfrosches gegenüber der eines im Frühjahr, Herbst oder Winter getödteten Thieres fand Stilling das Auftreten ganz neuer Elemente innerhalb der Rindenzellenmassen. Eine charakteristische Besonderheit dieser Sommerzellen gegenüber allen anderen Elementen der Nebenniere beruht in ihrer starken Färbbarkeit durch gewisse Farbstoffe (nach Fixation mit Zenker'scher Flüssigkeit): sie werden schon in schwacher Eosinlösung leuchtend roth, gesättigt rothviolett in Ehrlich'schem Triacid — oder Ehrlich-Biondi'schem Gemisch. Die Zellen sind ungefähr birnförmig, mit ovalem Kern, der dem schmäleren Pole dicht anliegt. Der Zellleib enthält feine Körnchen, die die er-

wähnten Farbstoffe sehr stark anziehen. Die Zellen haben wesentlich in den peripheren Theilen der Stränge ihren Sitz; mitunter bilden sie kleine, aus drei bis vier Elementen bestehende Anhäufungen. Mit Vorliebe umgeben sie namentlich die Markzellen. Dass sie der Vermehrung fähig sind, folgt aus dem Vorkommen von Zellen mit zwei Kernen und von Zellen, deren Kern sich in Mitose befindet. — Die Herkunft der Sommerzellen konnte Stilling bisher noch nicht mit Sicherheit feststellen; doch hält er es für das Wahrscheinlichste, dass es Gebilde *sui generis* sind, deren Repräsentanten im Herbst zum grössten Theil schwinden, zum Theil aber auch ihre charakteristischen Granulationen verlieren und daher zwischen den Rindenzellen unerkannt bis zum Sommer liegen, um dann die neuen Generationen zu erzeugen.

Die Ernährung scheint auf das Auftreten oder Schwinden der Sommerzellen keinen Einfluss zu haben. Sie wurden ebenso im Frühjahr vermisst, wenn schon Nahrungsaufnahme stattgefunden hatte, wie im October, wo noch Nahrung aufgenommen wurde, und die Fettkörper stark entwickelt waren. Andererseits sind sie nach der Paarung, zu einer Zeit, wo die Fettkörper sehr abnehmen, in grosser Zahl vorhanden. Ihr Fehlen im Winter ist also nicht etwa auf die Nahrungsentziehung zurückzuführen.

Nerven, Blutgefässe, Lymphgewebe der Nebennieren.

Marklose Nervenfasern finden sich in der Begleitung der *Aa. renales.* Wie weit sie zu der Nebenniere in Beziehung treten, ist unbekannt. Ganglienzellen vom Charakter der sympathischen Zellen sind zwischen den Zellsträngen der Nebenniere spärlich vorhanden; an einer Stelle, in der Nähe eines Astes der *Venae renales revehentes*, fand Stilling ein kleines sympathisches Ganglion, das aber auch nur aus fünf bis sieben Zellen besteht. Die Ganglienzellen sind meist von Markzellen umgeben.

Die Blutversorgung der Nebenniere geschieht durch die *Aa. renales*; die *Vv. renales revehentes* leiten auch das Nebennierenblut zurück.

Stilling findet, dass im Winter die Nebenniere von einem lymphatischen Gewebe umgeben ist, das sich auch zwischen die einzelnen Läppchen einschiebt. Es besteht zum grössten Theil aus polynucleären Leukocyten, deren granulirtes Protoplasma sich in Eosin lebhaft roth färbt; daneben kommen einkernige Leukocyten vor und grosse Zellen mit eingebuchteten Kernen. Im Frühjahr finden sich zwischen diesen Zellen auch rothe Blutkörperchen, anscheinend nicht in Gefässen gelegen. Im Sommer schwindet dies Gewebe.

Einfluss der Jahreszeit auf den Bau der Nebenniere.

Dem Gesagten zufolge ist, nach Stilling, die Nebenniere im Sommer durch mehrere Besonderheiten ausgezeichnet gegenüber der im Winter. 1. Das lymphatische Gewebe, das die Nebenniere im Winter bedeckt, schwindet im Sommer. 2. Die Abnahme der Marksubstanz im Sommer hat ein gleichmässigeres Aussehen des ganzen Organes, einheitlichere Zusammensetzung der Zellstränge aus Rindenzellen zur Folge. 3. Es treten die Sommerzellen auf. —

Was den Zeitpunkt anlangt, zu dem diese Veränderungen auftreten, so fand Stilling ihn etwa mit dem der Paarung der Frösche zusammenfallend. Die Veränderungen dauern ungefähr vom Mai bis zum October; die Nebenniere behält die Sommerstructur so lange, bis die Geschlechtsdrüsen wieder vergrössert sind, was während der Herbstmonate der Fall ist. Eine unmittelbare Beziehung zwischen den Nebennieren und den Geschlechtsorganen will

Stilling nicht annehmen, wohl aber könnte man vielleicht daran denken, „dass unter dem Einflusse der Thätigkeit der Geschlechtsorgane noch unbekannte Veränderungen in dem Organismus vor sich gehen, die ihrerseits auf die Nebennieren zurückwirken".

Zur Function.

Zur Function. Zu den in neuerer Zeit lebhaft betriebenen Untersuchungen, die die Erforschung der Nebennierenfunction zum Zwecke haben, sind auch die Nebennieren des Frosches wiederholt verwendet worden. Dabei hat sich zunächst das wichtige Gesammtresultat herausgestellt, dass auch physiologisch eine Identität zwischen den Nebennieren der Frösche und denen der Säuger besteht. Das entspricht der histologisch nachgewiesenen gleichen Zusammensetzung aus „Rinden-" und „Markzellen". Die Untersuchungen betrafen theils die Zerstörung der Nebennieren beim lebenden Thiere und ihre Folgen, theils die Injection eines aus Froschnebennieren gewonnenen Extractes in das Gefässsystem anderer Thiere; angestellt wurden sie vor Allem von Abelous und Langlois, und Szymanowicz.

Beiderseitige Zerstörung der Nebennieren (durch Cauterisation) hat nach Abelous und Langlois den Tod der Thiere unter Vergiftungserscheinungen (besonders Erscheinungen der Paralyse) zur Folge; die Ueberlebensdauer kann dabei verlängert werden durch Einpflanzung von Nebennierenpartikeln in den dorsalen Lymphsack. Die einseitige Zerstörung der Nebenniere hat keine Folgen; eine compensatorische Hypertrophie der erhalten gebliebenen Nebenniere war dabei 20 Tage nach der Operation nicht nachzuweisen. Die Verfasser schliessen daraus, dass auch bei den Fröschen die Nebennieren lebenswichtige Organe sind, und dass sie eine Substanz produciren, die die Aufgabe hat, gewisse, an sich giftig wirkende Stoffwechselproducte zu zerstören oder unwirksam zu machen.

Die Einverleibung eines aus Froschnebennieren gewonnenen Extractes in die Circulation eines anderen Thieres (Säuger) hat die gleichen Wirkungen wie die eines von Säugethiernebennieren gewonnenen, also vor Allem die enorme Blutdrucksteigerung (Abelous u. Langlois, Szymanowicz). Die in letzterem Falle wirksame Substanz wird (Oliver u. Schäfer, Swale Vincent u. A.) von den Markzellen erzeugt. Dies ist sowohl für Säuger, wo Markzellen und Rindenzellen in demselben Organe scharf getrennt sind, wie auch für Selachier, wo die Markzellen und Rindenzellen überhaupt ganz verschiedene Organe bilden, festgestellt (Swale Vincent): Extract der Suprarenalkörper der Selachier bedingt die starke Steigerung des Blutdruckes, Extract des Interrenalkörpers ist fast wirkungslos. Auf Grund dieser Versuche darf auch für den Frosch, bei dem eine Isolirung der „Markzellen" von den „Rindenzellen" nicht möglich ist, angenommen werden, dass die Markzellen „durch innere Secretion" einen Stoff produciren, der die oben genannte Fähigkeit besitzt. Die Befunde von Swale Vincent sprechen zudem für die Richtigkeit der im Folgenden zu erörternden morphologischen Auffassung.

Dass Nebennierenextract von Fröschen die für die Marksubstanz der Säugernebennieren charakteristische chemische Reaction giebt, ist von Moore und Vincent festgestellt worden. Die Bedeutung der Rindenzellen ist noch unklarer; doch wird auch von ihnen die Production eines bestimmten Stoffes angenommen. Swale Vincent spricht geradezu von einer Rinden- und einer Markdrüse. Die Ablagerung von Fett, das auch im Winter mit Zähigkeit festgehalten wird, ist zur Zeit wohl die einzige deutlich erkennbare Function der Rindenzellen.

Zur Literatur und vergleichend-morphologischen Auffassung der Nebennieren.

Zur Literatur und vergleichend-morphologischen Auffassung der Nebennieren. Die goldgelben Stränge auf der Ventralfläche der Niere bei den Fröschen sind schon lange bekannt. So finden sie sich bereits bei Swammerdam dargestellt und als *Corpora heterogenea* („fremde Körper“ der deutschen Uebersetzung) wenigstens erwähnt. Auch Rösel v. Rosenhoff bildet sie ab. Richtig gedeutet wurden sie allerdings erst sehr viel später, und noch F. Meckel (1806) hielt die Fettkörper für die Nebennieren. Erst Rathke (1825) erklärte „das goldgelbe Gefüge“ auf der Ventralfläche der Niere für die Nebenniere. In einer bekannten Arbeit von 1836 berichtet Nagel, dass (zufolge brieflicher Mittheilung an Joh. Müller) Retzius die gelben Körper auf der Ventralfläche der Froschnieren für die Nebennieren erklärt habe, und giebt seinerseits eine genauere Beschreibung der makroskopisch erkennbaren Verhältnisse. Daraufhin wird dann meistens Retzius als der Forscher genannt, der zuerst die Nebennieren der Batrachier richtig erkannt habe. Eingehender behandelt wurden sie von Gruby (1842), der sich der Auffassung, dass es sich hier wirklich um die Nebennieren handle, anschliesst und ganz besonders ihre innigen topographischen Beziehungen zu den *Vv. renales revehentes* hervorhebt. Ecker gab dann 1846 in seiner Monographie über die Nebennieren auch eine genaue Darstellung der Nebennieren des Frosches, unter Berücksichtigung mikroskopischer Verhältnisse. Eine kurze Zusammenstellung der über die Verhältnisse der Batrachier bekannten Daten findet sich bei Frey (1852). 1871 unterschied Eberth als erster auch in der Nebenniere des Frosches zwei Arten von Zellen, die den Rinden- und den Markzellen der Säugernebennieren entsprechen. und gab eine genauere Schilderung ihres gegenseitigen Lagerungsverhältnisses. Die Identität der Markzellen mit den so benannten Elementen bei den Säugern ergab sich ihm aus der für die letzteren bereits als charakteristisch erkannten und nun auch für gewisse Zellen der Froschnebenniere nachgewiesenen Affinität zu Chromsalzlösungen. Die Untersuchungen seit Eberth haben bezüglich der feineren Histologie der Froschnebenniere wenig Neues kennen gelehrt; erwähnenswerth ist besonders der Nachweis von Ganglienzellen (Semon 1891, H. Stilling 1898). Die Schilderungen lauten im Uebrigen ziemlich übereinstimmend (genannt seien: Pettit 1896, Swale Vincent 1896, 1898, und vor Allem H. Stilling 1898, dessen Darstellung zur Zeit die ausführlichste und eingehendste ist. Die physiologische Literatur siehe im vorigen Abschnitt).

Die vergleichende Morphologie der Nebennieren ist besonders neuerdings vielfach behandelt worden. und dabei haben auch die Verhältnisse bei den Anuren vielfach das Untersuchungsobject abgegeben. Auf Leydig ist die schon S. 236 erwähnte Vorstellung zurückzuführen, die dann besonders von Balfour bestimmt formulirt wurde: bei den Elasmobranchiern findet sich eine Reihe von paarigen Körpern (Suprarenalkörper), die von den sympathischen Ganglien abstammen, sowie ein unpaarer Körper (Interrenalkörper), der aus dem Mesoblast stammt. Bei den Amnioten verschmelzen beide Körper und bilden die Nebenniere, deren Rindensubstanz dem Interrenalkörper und deren Marksubstanz den Suprarenalkörpern der Selachier entsprechen. (Eine genaue Darstellung der historischen Entwickelung dieser Lehre siehe bei Kohn 1898.)

Während nun über die Herkunft der „Rindenzellen“ der Nebenniere bei Amphibien und Amnioten vom Peritonealepithel kaum ein Zweifel herrscht, ist die Zugehörigkeit der Markzellen zum Sympathicus noch nicht unbestritten. wenn auch von der Mehrzahl der Untersucher angenommen. Von grosser Wichtigkeit ist es geworden, dass Zellen, die mit den „Markzellen der Neben-

niere" die intensive Färbbarkeit in doppeltchromsaurem Kalium theilen, auch in den sympathischen Ganglien vieler Wirbelthiere (noch ausser den Selachiern, wo sie die „Suprarenalkörper" bilden) nachgewiesen wurden. So geschah es für die Amphibien, speciell für Rana, durch S. Mayer (1872). S. Mayer sprach diese „Kern- oder Zellennester" des Froschsympathicus als Gebilde *sui generis* an, die aber zu der morphologischen Gruppe des Nervengewebes gehören. Sie sind seitdem wiederholt bestätigt worden. A. Kohn hat für sie die Bezeichnung: chromaffine Zellen des Sympathicus eingeführt, und unter der Annahme ihrer Identität mit den „Markzellen der Nebenniere" die Anschauung ausgesprochen, dass die letztere Bezeichnung „Markzellen der Nebenniere" überhaupt ganz fallen zu lassen sei. Die so genannten Gebilde seien durchaus Elemente des Sympathicus, die durch ihr Vorkommen zwischen den epithelialen Nebennierenzellen ebenso wenig zu specifischen Bestandtheilen der Nebenniere werden, als es etwa die übrigen Elemente des Sympathicus, Nervenfasern und Nervenzellen, hierdurch geworden sind. Der Interrenalkörper der Selachier ist einzig und allein „die Nebenniere" dieser Thiere, von ihm leiten sich die epithelialen Nebennierencomponenten der übrigen Wirbelthiere ab, die somit auch allein Anrecht auf die Bezeichnung als eines selbständigen Organes haben. Die Nebenniere ist in der ganzen Wirbelthierreihe ein epitheliales Organ. Von den Amphibien angefangen enthält dieses Organ, bis zu den Säugern hinauf, in zunehmender Menge andersartige Einlagerungen: chromaffine Zellen, die, als constante Bestandtheile des Sympathicus bei allen Wirbelthieren, auch in das Innere der von sympathischen Nerven versorgten Organe, und so auch in die Nebenniere hineingelangen können. Ihre starke Entwickelung bei den Säugern berechtigt nicht, sie als einen specifischen Bestandtheil der Nebenniere aufzuführen. Dagegen wird von anderen Autoren zwar auch die genetische Zugehörigkeit der „Markzellen der Nebenniere" zum Sympathicus zugegeben, aber einerseits die völlige Identität dieser Zellen mit den ausserhalb der Nebenniere in sympathischen Ganglien vorkommenden „chromaffinen" Zellen als noch nicht bewiesen erachtet, andererseits die Abstammung vom Sympathicus als nicht ausreichend betrachtet, um jenen Elementen den Charakter specifischer Nebennierenelemente abzusprechen. Die functionellen, im vorigen Abschnitt erwähnten Erfahrungen scheinen ja in der That dafür zu sprechen, dass diese Zellen allmählich einen „drüsigen" Charakter angenommen haben, der sie zu einer charakteristischen „inneren Secretion" befähigt.

D. Geschlechtsorgane.

D. Geschlechtsorgane (*Organa genitalia*).

In diesem Abschnitt sind zu behandeln: die Keimdrüsen, Hoden und Ovarium, nebst ihren Producten, Samen und Eiern, ferner von den Ausführungsgängen das intra- und extratesticuläre Hodennetz des Männchens, sowie der Müller'sche Gang, der bei beiden Geschlechtern vorhanden, aber nur beim Weibchen normaler Weise stark entwickelt ist und als Eileiter fungirt, schliesslich die Fettkörper, die in enger topographischer und wahrscheinlich auch functioneller Beziehung zu den Geschlechtsdrüsen stehen. Der grössere Theil des Gangsystems, das die männlichen Keimproducte abführt,

wird durch die Canäle und den Ausführungsgang der Niere hergestellt und ist daher schon geschildert.

Der speciellen Anatomie der genannten Organe sind einige allgemeine Angaben vorauszuschicken.

1. Geschlechtsverhältnisse. — Geschlechtsthätigkeit. — Anlage der Keimdrüsen und Fettkörper.

1. Geschlechtsverhältnisse. — Geschlechtsthätigkeit. — Anlage der Keimdrüsen und Fettkörper. a) Geschlechtsverhältnisse.

a) Geschlechtsverhältnisse.

Die erwachsenen Frösche sind getrennten Geschlechtes, die Keimdrüsen sind als Hoden und Ovarien differencirt, und die Ableitewege des Urogenitalsystems sind zwar jederseits in der Zweizahl, als Wolff'scher und Müller'scher Gang, bei beiden Geschlechtern vorhanden, aber nur beim weiblichen Geschlecht erreicht normaler Weise der Müller'sche Gang eine beträchtliche Entwickelung, die ihn befähigt, als Ausführungsgang für die weiblichen Geschlechtsproducte zu fungiren. Indessen kommen, namentlich bei *Rana fusca* nicht so selten, auch erwachsene Individuen vor, die ein- oder doppelseitig eine Zwitterdrüse besitzen, allerdings mit Vorwiegen eines Geschlechtscharakters. In den bisher beobachteten Fällen eines solchen rudimentären Hermaphroditismus handelte es sich meist um ein Vorwiegen der männlichen Charaktere, also um Keimdrüsen von Hodencharakter mit eingesprengten ovarialen Partien; doch sind auch, wenn auch selten, Ovarien mit eingesprengten Hodenpartien beobachtet worden. In den Fällen, wo dem Hoden eine ovariale Partie eingelagert war, hatten häufig auch die Müller'schen Gänge eine besondere Entwickelung erfahren.

Viel häufiger ist, nach den Untersuchungen von Pflüger, das Vorkommen von Zwitterdrüsen bei den jungen *Ranae fuscae*, unmittelbar nach der Metamorphose. Pflüger kommt auf Grund ausgedehnter Beobachtungen zu dem überraschenden Ergebniss: „Bei den jungen Fröschen giebt es dreierlei Arten von Thieren: Männchen, Weibchen, Hermaphroditen. Im Laufe der Entwickelung verwandeln sich die Hermaphroditen in definitive Weibchen oder Männchen." Sorgfältige statistische Erhebungen an einem ausgedehnten Material von *Ranae fuscae* verschiedenen Alters, aber jedesmal gleicher Herkunft haben dabei weiter zu dem Schlusse geführt, dass bei Weitem die meisten dieser juvenilen Hermaphroditen später Männchen werden,

indem das Ovarialgewebe durch das Hodengewebe überwuchert wird und wohl auch der Resorption anheimfällt. Der Grad dieses „irregulären und rudimentären Hermaphroditismus“ ist an verschiedenen Orten verschieden: in Utrecht z. B. auffallend gross, in Königsberg nur gering; diese Unterschiede sind als Raceneigenthümlichkeiten aufzufassen.

Ihre Erklärung finden die Fälle von Hermaphroditismus bis zu einem gewissen Grade durch die Thatsache, dass die Anlage und die ersten Stadien der Geschlechtsdrüsen einen indifferenten Charakter zeigen.

Wir werden später auf eine genauere Betrachtung der Fälle von Hermaphroditismus bei den Fröschen zurückkommen.

Was das Zahlenverhältniss der beiden Geschlechter zu einander anlangt, so liegen darüber vor Allem die ausgedehnten Beobachtungen von Pflüger vor. Pflüger fand, dass bei *Rana fusca* (in Utrecht, Königsberg und Bonn) erwachsene Männchen und Weibchen in annähernd gleicher Zahl vorhanden sind. Dieses an einem grösseren Material frisch gefangener Thiere festgestellte Ergebniss steht in gutem Einklang mit der theoretischen Erwägung, dass jedes Männchen nur die Eier eines einzigen Weibchens zu befruchten im Stande ist, und dass somit nur bei Gleichheit männlicher und weiblicher Individuen alle Eier befruchtet werden können. — In merkwürdigem Gegensatz hierzu steht das Resultat, zu dem eine Feststellung der Zahl männlicher und weiblicher Individuen bei jungen Fröschen bald nach der Metamorphose (oder doch im Laufe des ersten Jahres) führt. Born war es, der zuerst die Frage nach den das Geschlecht bestimmenden Factoren bei *Rana fusca* experimentell zu lösen suchte und zu diesem Behufe künstliche Befruchtungen bei Eiern von *Rana fusca* vornahm. Das überraschende Ergebnis war, dass Born bei den so erzielten Thieren nur 5 Proc. Männchen, dagegen 95 Proc. Weibchen, auf Grund des Aussehens der Keimdrüsen diagnosticiren konnte. Born glaubte, in den inadäquaten Bedingungen der Ernährung bei der künstlichen Aufzucht die Ursache für das fast gänzliche Zurückdrängen des männlichen Geschlechtes zu sehen. Dieser direct bestimmende Einfluss der äusseren Bedingungen auf die Differencirung des Geschlechtes musste aber zurückgewiesen werden durch den Nachweis von Pflüger und seinem Schüler Griesheim, dass auch in der Natur an verschiedenen Orten unter den jung umgewandelten *Ranae fuscae* das weibliche Geschlecht mehr oder minder stark überwiegt. So erhielt v. Griesheim bei 440 jungen Fröschchen aus der Umgegend von Bonn 36,3 Proc. Männchen und 63,7 Proc. Weibchen, und fast das gleiche Verhältniss ergab sich bei jungen *Ranae fuscae* von einer anderen, 11 km westlich von Wesel gelegenen Localität: unter 245 Thieren waren 153 (= 62,45 Proc.) Weibchen und 92 (= 37,55 Proc.) Männchen. Pflüger selbst bestimmte dazu noch das Verhältniss der Geschlechter bei den jungen Thieren von Utrecht und Königsberg. Es fanden sich: bei den aus Utrecht stammenden Fröschchen nur 13,2 Proc. Männchen, bei denen von Königsberg 46,7 Proc. Männchen.

Während also bei den alten braunen Grasfröschen beide Geschlechter in ziemlich gleicher Zahl vorhanden sind, wird bei den Jungen überall, auch in

der Freiheit, ein bald grösseres, bald geringeres Zurücktreten des männlichen Geschlechtes bemerkt. Da nun nichts für eine grössere Mortalität der weiblichen Individuen im ersten Lebensjahre spricht, so vermuthete Pflüger, dass das scheinbare Ueberwiegen des weiblichen Geschlechtes durch Hermaphroditismus vorgetäuscht werde. Und diese Vermuthung bestätigte sich ihm durch zahlreiche Beobachtungen. Es sind also unter den jung umgewandelten *Ranae fuscae* ausser Männchen und Weibchen noch eine ganze Anzahl Individuen vertreten, deren Keimdrüsen einen zwittrigen Charakter besitzen, d. h. aus Hoden- und Eierstocksgewebe zusammengesetzt sind. „Wenn nun", sagt Pflüger, „bei einem Hermaphroditen, der später ein Männchen wird, das Eierstockgewebe sehr stark entwickelt ist, so nimmt die Geschlechtsdrüse in ihrem äusseren Habitus, und natürlich auch bei mikroskopischer Untersuchung ganz den Charakter eines Eierstocks an. Das Thier ist aber trotzdem später ein Männchen. Da also schon diejenigen Hermaphroditen, welche später sich in Männchen verwandeln, für weiblich bei der Untersuchung angesprochen werden, ist es für die Hermaphroditen, aus denen später wirklich Weibchen entstehen, natürlich auch der Fall. Je nach dem Grade der Entwickelung des Hermaphroditismus scheint dann das männliche Geschlecht bald mehr bald weniger zurückgedrängt." Die Umwandlung dieser Zwitterdrüse in einen definitiven Hoden vollzieht sich langsam, scheint aber der Regel nach bei den Bonner *Ranae fuscae* im zweiten Lebensjahre vollzogen zu sein. Wenigstens constatirte Pflüger bei einer grösseren Anzahl (253 Stück) zweijähriger *Ranae fuscae* fast völlige Zahlengleichheit beider Geschlechter. — Einige weitere Angaben über diesen juvenilen Hermaphroditismus folgen später.

b) Thätigkeit der Geschlechtsorgane.

b) Thätigkeit der Geschlechtsorgane.

Die Geschlechtsthätigkeit beginnt bei unseren einheimischen Fröschen im vierten Jahre (*Rana fusca* von circa 5 cm Länge). Um diese Zeit haben die Geschlechtsorgane ihre volle Ausbildung erfahren und sind im Stande, reife Geschlechtselemente zu produciren.

Nach Eintritt der Geschlechtsreife ist die Thätigkeit der Geschlechtsorgane eine cyklische, von der Jahreszeit abhängige. Nur ein Mal im Jahre kommt es zur Reifung der Geschlechtsproducte und somit zur Ausübung des Fortpflanzungsgeschäftes. Die verhältnissmässig kurze Periode der Brunst, innerhalb deren die Fortpflanzung erfolgt, wechselt mit der sehr viel längeren ab, in der eine äussere Bethätigung der geschlechtlichen Functionen nicht stattfindet, dagegen innerhalb der Keimdrüsen selbst die Processe der Ausbildung der für die nächste Brunstperiode bestimmten Keimstoffe sich abspielen.

Die Befruchtung ist eine äussere, erfolgt also erst ausserhalb des weiblichen Körpers, und zwar im Wasser, in das der Laich abgesetzt wird. Eigentliche Begattungsorgane fehlen daher. Doch findet eine Paarung statt. Sie erfolgt in der Weise, dass das

Männchen, auf dem Rücken des Weibchens sitzend, die Brust desselben mit den Armen umfasst und in dieser Stellung Tage und Wochen verharrt, um in dem Augenblick, wo die Eier aus der Cloake des Weibchens austreten („geboren werden"), den Samen darüber zu spritzen. Nach der Ausstossung der Eier und des Samens trennen sich die Paare, und bei beiden Geschlechtern erlischt alsdann für dieses Jahr der Geschlechtstrieb. Ein jedes Männchen kann also in einer Brunstperiode nur die Eier eines einzigen Weibchens befruchten, und daraus ergiebt sich eben die Schlussfolgerung (S. 284), dass in der Natur Zahlen-Gleichheit beider Geschlechter bestehen muss, wenn die Eier aller Weibchen befruchtet werden sollen (Pflüger).

Die Fruchtbarkeit der Frösche ist ausserordentlich gross, entsprechend der grossen Zahl der Nachstellungen und Feinde, denen die Thiere und auch schon der Laich ausgesetzt sind. Die Zahl der von einem Weibchen abgesetzten Eier beträgt etwa 2000 (genauere Angaben später). Hiervon gehen schon während der Entwickelung viele zu Grunde.

Der Laich selbst wird in Klumpen ins Wasser abgesetzt. Auf ihrem Durchtritt durch die Oviducte erhalten die Eier eine Gallerthülle, die anfangs dem Ei als sehr dünne Schicht eng anliegt, im Wasser aber alsbald stark aufquillt. Durch sie werden die Eier zu grossen Ballen und Klumpen vereinigt, und zugleich bildet sie eine Schutzhülle gegenüber Feinden und sonstigen Schädigungen.

Die Brunst und die Vorgänge bei der Paarung.

Die Brunst und die Vorgänge bei der Paarung.

a) Termin der Brunstperiode.

Die Ausübung der Geschlechtsthätigkeit ist an einen ganz bestimmten, wenigstens innerhalb enger Grenzen schwankenden, Termin des Jahres gebunden. Diese Zeit der Brunst fällt im Allgemeinen in das Frühjahr, liegt aber einerseits für die verschiedenen Rana-Species, andererseits für die gleiche Species an verschiedenen Localitäten nicht gleich, und ist schliesslich in verschiedenen Jahren je nach der Witterung und Temperatur etwas verschieden. Am frühesten unter den einheimischen Rana-Species laicht *Rana fusca*, am spätesten *Rana esculenta*.

Rana fusca. Die Paarungszeit von *Rana fusca* fällt in Deutschland im Allgemeinen in den März. Um nur einige Daten zu nennen, so sah Leydig in Tübingen das Laichen meist gegen Ende März; bei Würzburg fanden sich in manchen Jahren schon in der zweiten Hälfte des Februar die Laichklumpen, bei Bonn wurden die ersten Paare Anfang März gesehen. Wie sehr die Temperatur den Termin der Paarung beeinflusst, zeigt gegenüber der letzten Angabe die Bemerkung v. Griesheim's, dass in dem kühlen Frühjahr 1881 sich die *Ranae fuscae* bei Bonn im Freien erst im Anfang des April begatteten. Dass

es dabei aber nicht nur auf die augenblickliche Temperatur ankommt, zeigen Beobachtungen von Pflüger (1883). „Die Laichzeit fällt bei uns in den März oder Anfang April und hängt nicht von der augenblicklichen Temperatur ab. Voriges Jahr laichte der braune Grasfrosch erst, als sich mehrere recht warme Tage eingestellt hatten und auch die Nächte mild geworden waren. In diesem Jahre trat, trotzdem es in der Nacht noch Eis fror, die Laichzeit in den letzten Tagen des März ein und dauerte diesmal etwa eine Woche. Ich vermuthe, dass der theilweise sehr warme Winter, welcher im Januar die Frösche, wie ich selbst sah, aus dem Wasser lockte, die Reifung der Eier beschleunigt hat, so dass nachher die Laichzeit trotz der zurückgekehrten Kälte eintrat."

Schliesslich seien noch einige Angaben von Fischer-Sigwart mitgetheilt, der eine Reihe von Jahren hindurch die Gewohnheiten der *Rana fusca* bei Zofingen in der Schweiz beobachtete. Derselbe fand für eine und dieselbe Localität eine Differenz von einem Monat, an einer anderen sogar eine solche von $1^1/_2$ Monat hinsichtlich des Eintritts der Paarung in verschiedenen Jahren. Auch beginnt nach demselben Beobachter die Paarungsperiode in dem gleichen Jahre an verschiedenen Laichstellen derselben Gegend zu sehr verschiedener Zeit, je nach der Lage derselben. Am frühesten fand die Paarung im Terrarium statt (siehe die Tabellen bei Fischer-Sigwart). Sehr spät erfolgt sie im Hochgebirge (Mai oder Juni; siehe die Daten bei Zschokke).

Weitere Angaben finden sich vielfach verstreut; sie enthalten noch manche Widersprüche.

Bei *Rana arvalis* fällt nach der Angabe von Schiff, die von Leydig citirt wird, die Paarungszeit zwei bis drei Wochen später als die von *Rana fusca*. Doch beobachtete Born in einer längeren Reihe von Jahren, dass bei Breslau beide Arten ziemlich zu derselben Zeit laichen, nur dass *Rana arvalis* gewöhnlich etwas später mit der Brunstperiode anfängt und etwas länger in derselben aushält wie *Rana fusca*. Die Laichzeit liegt also im März oder April. Die Gleichzeitigkeit der Laichperiode beider Arten gestattete Born Bastardirungsversuche zwischen beiden Arten mittelst künstlicher Befruchtung vorzunehmen.

Rana esculenta schliesslich laicht erst im Mai oder Juni. Pflüger giebt noch einige speciellere Daten: die grosse Berliner Race, die nicht in Sümpfen, sondern in seeartigen Erweiterungen der Spree vorkommt, laicht Anfang oder Mitte Mai, und die Laichzeit dauert nur ein paar Tage; die kleine Varietät in Bonn laicht Ende Mai und Anfang Juni, die Laichzeit dauert etwa eine Woche. Nachzügler sind vorhanden, aber selten; so fand Pflüger noch am 12. Juli bei Bonn ein Weibchen in Begattung, das im Uterus Tausende der prächtigsten Eier beherbergte. Der grüne Wasserfrosch, dessen sich Spallanzani bediente, und der allerdings von Spallanzani selbst für eine andere Art als der Rösel'sche grüne Wasserfrosch gehalten wird (siehe Theil I, S. 10), hat in der Lombardei seine Laichzeit von April bis Mai; je nach der Wärme der Witterung etwas früher oder später.

Von allgemeinerem biologischen Interesse als diese nach der Localität und nach den einzelnen Jahren schwankenden Daten ist das Verhältniss der Paarungszeit zu dem Ende des Winterschlafes. *Rana fusca* begattet sich unmittelbar nach dem Winterschlafe, und zwar der Regel nach, wie es scheint, ohne dass vorher Nahrungsaufnahme stattgefunden hat. Marquis beobachtete in einem Jahre, dass die *Ranae fuscae* (bei Dorpat) unmittelbar nach dem Ablaichen sich wieder im Schlamm verkrochen, sich dort trotz des warmen Frühlingswetters etwa zwei Wochen versteckt hielten, und erst nach dieser Zeit, die als Er-

holungszeit aufzufassen ist, aufs Neue erschienen und dem sich offenbar mächtig einstellenden Nahrungstriebe, dessen Befriedigung bis dahin auf ein geringes Maass reducirt gewesen war, vollauf entsprachen. Diese Beobachtung dürfte bei künftigen Untersuchungen über Veränderungen, die an manchen Organen „im Frühjahr“ eintreten (z. B. an der Leber), von Wichtigkeit werden. —

Demgegenüber findet bei *Rana esculenta* die Begattung ganz beträchtlich nach dem Aufgeben des Winterschlafes statt, und es ist in der Zwischenzeit bereits Nahrungsaufnahme erfolgt. —

Da wir es hier nur mit den einheimischen Rana-Species zu thun haben, so kann auf die zeitlichen Verhältnisse der Brunst bei anderen Anuren nicht mehr eingegangen werden. Vielfache Angaben hierüber finden sich in den experimentellen, die Befruchtung, Bastardirung, Furchung betreffenden Arbeiten, namentlich bei Pflüger.

β) Dauer der Brunstperiode, der Einzelbegattung und der Laichzeit im engeren Sinne.

Die Brunstperiode, d. h. der Zeitraum, während dessen sich im Freien Paare der betreffenden Species in Copulation finden, schwankt in ihrer Dauer beträchtlich je nach den Witterungsverhältnissen. Die Angaben der einzelnen Beobachter lauten daher auch recht verschieden, wobei auch noch in Frage kommt, dass manche Angaben, die von der „Laichzeit“ schlechtweg sprechen, den Beginn dieser Zeit mit dem Augenblick setzen, wo wirklich der erste Laich erscheint, andere dagegen von dem Tage an rechnen, wo die ersten copulirten Paare angetroffen werden. Der Beginn der Copulation und das Absetzen des Laiches können aber zeitlich weit aus einander liegen. Dass die Wärme beschleunigend auf das Fortpflanzungsgeschäft wirkt, das dann sehr rasch in einigen Tagen abläuft, während dasselbe durch Kälte protrahirt wird, ist eine häufig gemachte Beobachtung. Schon aus diesem Grunde könnte man vermuthen, dass die Copulation im Allgemeinen bei *Rana esculenta* rascher verläuft, als bei *Rana fusca*, und die Angaben scheinen in der That dafür zu sprechen. Bei der grossen Berliner *Rana esculenta* dauert die Laichzeit nur ein paar Tage, bei der kleineren Bonner Art etwa eine Woche (Pflüger).

Betreffs *Rana fusca* mag besonders auf die Angaben hingewiesen sein, die neuerdings Fischer-Sigwart in seiner an interessanten und sorgfältigen Beobachtungen reichen Arbeit macht. Diese Beobachtungen (bei Zofingen in der Schweiz angestellt) erstrecken sich über eine Reihe von Jahren und zeigen in der That eine sehr grosse Verschiedenheit in der Dauer der Copulationsperiode, abhängig von Witterungs-, Temperatur- und anderen Verhältnissen. Im Freien konnten unter 15 Beobachtungen Perioden der Copulation von 3 bis 30 Tagen nachgewiesen werden; im Terrarium dauerte die Copulation in 6 aufeinanderfolgenden Jahren trotz der constanten und im Vergleich mit dem Freien hohen Temperatur 6 bis 23 Tage. Hier scheinen die Einzelcopulationen beobachtet zu sein, während es im Freien natürlich nicht möglich ist, zu sagen, ob die Paare, die im Verlauf einer längeren Zeit selbst an gleichem Ort beobachtet werden, immer dieselben sind, oder ob nicht vielmehr eine Ablösung durch neue Paare, bei denen sich der Eintritt der Copulation etwas verzögert hat, stattfand. — Frost, der während der Copulationszeit zurückkehrte, mindert den schon vorhandenen Paarungstrieb so herab, dass trotz der Copulation kein Laichen stattfindet.

Ueber die Zeitdauer der einzelnen Begattung gehen die Angaben ebenso aus einander, was ja bis zu einem gewissen Grade nach dem eben Gesagten schon selbstverständlich ist. Die Temperatureinflüsse spielen hier ebenso ihre Rolle. Nach der Beobachtung von Goltz ist bei warmer Temperatur die Begattung von *Rana fusca* in 4 bis 5 Tagen beendet, während sie bei rauher, kalter Witterung 8 bis 10 Tage währt. Andere Beobachter sahen sehr viel länger dauernde Copulation. So Pflüger bei *Rana fusca*: „Wochen lang sitzt dasselbe Männchen auf demselben Weibchen, bis endlich alle Eier meist in Zeit von wenigen Minuten plötzlich entleert und befruchtet werden"; und, für *Rana esculenta*: „ich habe wiederholt beobachtet, dass auch bei *Rana esculenta* dasselbe Männchen auf demselben Weibchen 4 Wochen lang in brünstiger Umarmung sass." Ferner Steinach (für *Rana fusca*): „Beiläufig möchte ich noch erwähnen, dass bei meinen normalen Paaren die Brunstzeit 5 bis 7 Wochen währte. Erst in der fünften Woche begannen einzelne Weibchen die Eier abzustossen. Die letzten Paare trennten sich erst 7 Wochen nach der Einlieferung. Wenn ich auch die kühle Temperatur, welche zur Zeit herrschte, in Rücksicht ziehe, so glaube ich dennoch, dass die Dauer der Brunst im Allgemeinen zu kurz angenommen wird." Hier ist auch auf die oben erwähnten Terrarium-Beobachtungen von Fischer-Sigwart hinzuweisen.

Schliesslich sollte auch, um zu möglichst genauen Angaben zu gelangen, der Termin des Ablaichens speciell beachtet werden. Betreffs dieses Schlussvorganges der Copulation hat Pflüger den eigenthümlichen Umstand beobachtet, dass fast alle Thiere derselben Gegend an fast demselben Tage laichen. So laichten bei Bonn im Jahre 1882 fast alle *Ranae fuscae* am 19. und 20. März. Vorläufer und Nachzügler kommen vor, verschwinden aber total gegen die Zahl derer, die den allgemeinen Termin der Absetzung des Laiches innehalten. Die ganze Dauer der Laichzeit, d. h. die Zeit vom Erscheinen des ersten Laiches bis zu dem Zeitpunkt, wo sich alle Weibchen eines Laichplatzes ihres Laiches entledigt haben, kann nichtsdestoweniger, nach Fischer-Sigwart, sehr ausgedehnt sein und schwankt an den einzelnen Plätzen und in verschiedenen Jahren, je nach Lage und Witterung. Im Terrarium wurde jeweilen zwischen 10 und 28 Tagen Laich abgesetzt, an den verschiedenen beobachteten Laichplätzen während 4 bis 27 Tagen.

γ) Brunstveränderungen der Genitalorgane.

Die Brunstveränderungen der Genitalorgane werden speciell erst bei diesen zur Sprache kommen. Sie äussern sich in dem Zustande der Keimdrüsen, und beim Weibchen auch an den Oviducten, die besonders vorbereitet sind, um die grosse Menge Secret zur Umhüllung der Eier zu liefern.

δ) Die Umklammerung.

Die Umklammerung erfolgt bei unseren einheimischen Ranaarten in der Weise, dass das Männchen das Weibchen mit den Armen dicht hinter den vorderen Extremitäten umfasst. Die Vorderarme des Männchens sind dabei im Ellbogengelenk gebeugt, die Hände befinden sich in Radialabduction, und der Daumenrand des Männchens, durch die Daumenschwiele rauh und fest, presst sich stark von ventral her in die Bauchwand des Weibchens, dicht hinter dem Schultergürtel, ein. Die Kraft, mit der diese Haltung bewahrt wird, ist eine ausserordentlich grosse; die dabei in Frage kommenden Muskeln sind stark

hypertrophisch. Verstümmelungen des Männchens während der Umklammerung vermögen nicht, diese zu unterbrechen, wie schon Spallanzani in zahlreichen grausamen Versuchen zeigte, und Goltz bestätigte.

Diese Versuche beweisen, dass der Geschlechtstrieb ein sehr starker ist und dass zur Zeit der Brunst das Umklammerungscentrum sich in einem Zustande stark gesteigerter Erregbarkeit befindet.

Die Frage, von welchen peripheren Organen dieser Erregungszustand unterhalten werde, wurde 1869 ausführlich von Goltz erörtert. Goltz kam dabei zu der Ueberzeugung, dass es die Hoden seien, die bei Erlangung einer gewissen Grösse jenen Erregungszustand hervorriefen. Wenn nach Exstirpation der Hoden bei brünstigen Männchen der Geschlechtstrieb nicht erlischt, und die bereits begonnene Copulation fortgesetzt wird, so hat das nach Goltz darin seinen Grund, dass ein Erregungszustand im Centralorgan, einmal angefacht, auch dann noch eine Zeit lang andauert, wenn die Ursache zu ihrer primären Erregung bereits vernichtet ist. Demgegenüber wollte Tarchanoff sich überzeugt haben, dass bei *Rana fusca* die Samenblasen und ihre Anfüllung mit Sperma in jenem Sinne verantwortlich gemacht werden müssten. Wie oben (S. 261) bemerkt wurde, konnte Steinach die Angaben von Tarchanoff nicht bestätigen: die Umklammerung beginnt zu einer Zeit, wo noch kein einziger Samenfaden in der Samenblase ist, und sie hört bei brünstigen Männchen auch nicht auf, wenn die Samenblasen exstirpirt werden. Dagegen erfolgte bei Fröschen, die vor der Brunst castrirt waren, keine spontane Begattung, wenn auch eine gewisse Disposition zur Erregung des Umklammerungscentrums nicht zu verkennen war. Steinach kommt somit wieder zu der Auffassung von Goltz über die Bedeutung der anschwellenden Hoden für den Eintritt der Brunst zurück, glaubt jedoch, dass im Allgemeinen auch unabhängig von den samenbereitenden Organen ein vor der Brunst erwachender Geschlechtssinn präexistire, wenn er auch erst durch das Wachsthum der Hoden die zur Fortpflanzung nöthige Entwickelung erreicht. —

Hierzu mag übrigens bemerkt sein, dass die intratesticulären Vorgänge, die den Geschlechtstrieb anregen, doch noch genauer zu präcisiren wären. Denn bei *Rana fusca* ist die Ausbildung der für eine Brunst bestimmten Spermatozoëngeneration schon im Herbst des Vorjahres vollendet, und nach den vergleichenden Messungen von Ploetz fällt das Maximum der Hodengrösse gar nicht mit der Brunstperiode zusammen (siehe Hoden).

Das Centrum, von welchem die bei der Begattung stattfindende Umarmung abhängt, liegt in dem obersten Abschnitt des Rückenmarkes (Goltz). Der Umklammerungsreflex wird ausgelöst durch Druck oder Reibung der Haut an der Brust und der Beugefläche der Arme. Entfernung dieser Haut bei einem brünstigen Männchen hat Aufhören des Umklammerungsbestrebens zur Folge (Goltz).

Verhalten der Eier und des Samens während der Paarung. Das Verhalten der Geschlechtsproducte während der Copulation ist, bei *Rana fusca*, folgendes. Zu Beginn der Copulation befinden sich die Eier beim Weibchen alle noch im Ovarium. Erst nachdem die Copulation einige Zeit lang (24 bis 48 Stunden, Lebrun) gedauert hat, brechen die reifen Eier einzeln in die Bauchhöhle durch, wandern durch diese nach dem *Ostium abdominale* der Oviducte und werden in diesen bis in die Uteri befördert. Hier bleiben die Eier zunächst eine Zeit lang, während derer sich ihre Zahl durch die nachrückenden beträchtlich vermehrt, und die Uteri erheblich ausgedehnt werden. Auf dem

Wege durch die zahlreichen Windungen des sehr langen Eileiters erhalten sie zudem die Gallerthülle. Nach Ablauf einiger Zeit erfolgt dann schliesslich die Ausstossung der in den Uteris angesammelten Eier durch die Cloake und zwar unter normalen Verhältnissen auf ein Mal (Geburtsact).

Das Platzen der Follikel und der Uebertritt der Eier in die Oviducte erfolgt oft in kurzer Zeit und ziemlich gleichzeitig für alle Eier. Lebrun schloss aus Beobachtungen an einer sehr grossen Anzahl von Thieren, dass sich dieser Vorgang innerhalb zweier Stunden für alle Eier abgespielt habe. So erklärt sich denn, dass manche Beobachter nur sehr selten die Eier in der Bauchhöhle gefunden haben. Indessen müssen hier wohl auch die verschiedenen Bedingungen einen Einfluss haben, wie auch Nussbaum annimmt. So bemerkt Nussbaum von dem kalten Winter des Jahres 1895, dass die Thiere wohl alle ungefähr um dieselbe Zeit laichten, die Lösung der Eier aus dem Eierstock und ihre Ueberführung durch den Eileiter in den Uterus sich aber in einer nachweislich langen Periode vollzog. Ausgedehnte Erfahrungen hierüber besitze ich nicht, bemerke jedoch, dass gleich das erste Weibchen, das ich in diesem (sehr kalten) Frühjahr im Beginn der Brunstperiode öffnete, die Eier theils noch im Ovarium, theils in der Bauchhöhle, theils in den Oviducten und Uteris hatte.

Beim Männchen von *Rana fusca* ist zu Beginn der Copulation die Samenblase noch leer von Sperma; im Laufe der Paarung füllt sie sich aber prall damit an, um es dann, synchron mit dem Ausstossen der Eier durch das Weibchen, aus der Cloake zu ejaculiren. Angaben über den specielleren Verfolg dieser Vorgänge, auch für *Rana esculenta*, die keine Samenblase besitzt, bei der aber die spindelförmige Erweiterung am *Ductus deferens* als Samenreservoir fungirt, sind mir nicht bekannt; speciell das Verhalten des Urins während des Samentransportes durch die Niere und den *Ductus deferens* würde eine genauere Beachtung verdienen.

Ist die Umklammerung durch das Männchen nothwendig, damit das Weibchen die Eier entleeren kann? Diese Frage ist neuerdings von M. Nussbaum für *Rana fusca* besonders untersucht worden. Nussbaum beachtete dabei gesondert, ob die Umarmung des Weibchens durch das Männchen nothwendig sei, zunächst für die Loslösung der Eier aus dem Eierstock, sodann für ihre Ueberführung in die Eileiter bis zum Uterus und schliesslich für ihre Entleerung aus dem Uterus durch die Cloake. Als Gesammtresultat ergab sich dabei, dass bei *Rana fusca* alle diese Vorgänge ohne Beihülfe des Männchens von Statten gehen können, wenn auch die Eiablage nicht mit der Schnelligkeit und Vollständigkeit erfolgt, als bei Gegenwart des Männchens. Das Austreten der Eier aus dem Ovarium und ihre Ansammlung im Uterus erfolgte auch bei Weibchen, die direct aus dem Winterschlafe, ohne mit Männchen in Berührung gekommen zu sein, isolirt wurden. Aber auch die Ausstossung der Eier aus dem Uterus durch die Cloake fand bei den so isolirten Weibchen statt, freilich nicht wie beim gepaarten Weibchen in einem Zuge, sondern in kleineren oder grösseren Zwischenräumen; doch aber wurde wiederholt völlige Entleerung der Uteri von Nussbaum beobachtet. In anderen Fällen ergab sich, wenn das Weibchen nach dem Laichgeschäft getödtet wurde, ein mehr oder minder bedeutender Rückstand an Eiern im Uterus. Sehr interessant war die Beobachtung an einem Frosch, der bis zum 8. August am Leben erhalten wurde: es hatte sich bis dahin nur ein Uterus seiner Eier vollständig entledigt, der andere war noch vergrössert und enthielt einen Gallertklumpen, in dem aber keine Spur eines Eies mehr nachweisbar war. Kleine Portionen dieser Gallerte waren schon bei

Lebzeiten wiederholt entleert worden. Es darf daraus geschlossen werden, dass Eier, die längere Zeit im Uterus zurückbleiben, wahrscheinlich resorbirt werden. Die Gallerte, die während der Laichperiode selbst die Eier einzeln umhüllt, fliesst dann zusammen und stellt eine einzige gleichartige Masse dar, von der zeitweise kleine Portionen durch den Anus entleert werden. Es scheint, dass diese Gallerte im Gegensatz zu den von ihr eingehüllten Eiern gar nicht resorbirbar ist.

Die Untersuchungen Nussbaum's zeigen somit, dass die Gegenwart der Männchen beim Ablaichen der Weibchen zwar nicht durchaus Erforderniss ist, aber doch den normalen Ablauf der Dinge besser garantirt. Und so ist der Ausspruch Pflüger's: „Das Froschmännchen ist also ein wirklicher Geburtshelfer und die Geburtshelferkröte ist nur ein specieller Fall für ein unter den Batrachiern sehr allgemein verbreitetes merkwürdiges Gesetz", bis zu einem gewissen Grade durchaus zutreffend. Bei *Rana esculenta* hat Pflüger beobachtet, dass auch im Freien das Generationsgeschäft häufig Störungen erleidet.

Von dem grünen Wasserfrosch der Lombardei bemerkt Spallanzani, dass Weibchen, die nach bereits begonnener Begattung und wenn die Eier schon im Uterus sind, vom Männchen getrennt werden, ihre Eier noch absetzen, während solche, die „immerfort" von dem Männchen abgesondert bleiben, dies nicht thun, wie schon Valisneri richtig beobachtet habe.

ε) Die Besamung.

Die Besamung der Eier erfolgt in dem Augenblicke, wo die Eier die Cloake des Weibchens verlassen.

Sehr auffallend lautet eine neuerdings veröffentlichte Beobachtung von Fischer-Sigwart. Danach soll bei *Rana fusca* und anderen Anuren eine nachträgliche Befruchtung des Laiches, nachdem dieser geboren und die Copulation gelöst ist, stattfinden, und zwar durch Männchen, die auf der Laichschicht ihren Samen ausspritzen, der sich dann auf dem Laich ausbreitet. Der genannte Beobachter hält es für kaum annehmbar, dass eine völlige Befruchtung aller Eier schon im Momente ihres Austrittes aus der Cloake erfolgen könne, und hält daher eine solche auch nach Aufquellen der Gallerthülle noch für möglich. Inwieweit diese Auffassung der beobachteten Vorgänge richtig ist, dürften doch erst weitere Untersuchungen lehren müssen.

ζ) Brunstveränderungen an anderen Organen.

Nicht nur an den Geschlechtsorganen selbst, sondern auch an verschiedenen anderen Theilen des Körpers finden sich zur Zeit der Brunst charakteristische Veränderungen.

Beim Männchen sind zunächst die zu nennen, die in directer Beziehung zu der Umklammerung stehen. Dazu gehören die starke Hypertrophie gewisser Muskeln des Armes (siehe Theil I), sowie die Ausbildung der Daumenschwiele. Bei *Rana fusca* (und *Rana arvalis*, Pflüger und Smith) ist letztere ganz besonders stark entwickelt, von dunkelbrauner oder schwarzer Farbe und rauher Oberfläche. Bei *Rana esculenta* ist ihre Entwickelung nicht so stark (siehe Haut). Durch sie wird dem Männchen das Festhalten der glatten und schlüpfrigen Haut des Weibchens erleichtert. Auch sonstige Veränderungen der Haut machen sich zur Zeit der Brunst beim Männchen von *Rana fusca* bemerkbar.

Für das Weibchen von *Rana fusca* ist eine Warzenbildung der Haut (Brunstwarzen, Huber), namentlich an den Seiten des Rumpfes, zur Begattungszeit charakteristisch. Leydig hat sie zuerst beschrieben; O. Huber hält die Warzen für specifische Nervenendapparate, die eine modificirte Druckempfindung, die der Wollust, vermitteln (siehe Haut).

Verfärbungen der Haut während der Laichzeit sind von *Rana fusca* und *Rana arvalis* bekannt.

Schliesslich mag noch darauf hingewiesen sein, dass sich „im Frühjahr“ im Organismus des Frosches eine Anzahl von Veränderungen entwickeln, von denen auch manche in engere Beziehung zum Fortpflanzungsgeschäft gebracht werden (siehe z. B. Leber). Mit Recht geschieht dies wohl hinsichtlich der Atrophie der Fettkörper. Der Mühe werth wäre es, auch das Verhalten der Kalksäckchen vor, bei und nach der Brunst genauer zu untersuchen.

η) Copulation in der Gefangenschaft.

Für praktische Zwecke von Wichtigkeit ist es, zu wissen, dass *Rana fusca* und *Rana esculenta* sich in der Gefangenschaft verschieden verhalten. Während bei *Rana fusca* sich in der Gefangenschaft alle Phasen des Generationsgeschäftes wie im Freien abspielen, laicht *Rana esculenta* in der Gefangenschaft nur dann, wenn bei der Gefangennahme die Eier bereits in den Uteris waren. Waren die Eier noch in den Eierstöcken, so paaren sich die Thiere zwar, laichen aber nicht: die Eier bleiben in den Ovarien und verderben (Pflüger).

Thätigkeit der Keimdrüsen ausserhalb der Brunstperiode.

Die eigentliche Entwickelung der Geschlechtsproducte vollzieht sich in den Pausen zwischen zwei Brunstperioden. Die Keimdrüsen beider Geschlechter enthalten stets mehrere Generationen von Keimproducten. Die Ausbildung derselben ist bei *Rana fusca* streng an die Jahreszeit geknüpft, wie Nussbaum zuerst feststellte und Ploetz für das Männchen bestätigt hat. Bald nach dem Ablaichen, nach dem die Keimdrüsen zunächst sehr verkleinert sind, beginnt die Entwickelung der neuen Producte. Es sind um diese Zeit vorhanden: 1. allerjüngstes Keimmaterial und 2. eine etwas vorgeschrittene Generation. Bis zum Herbst, d. h. während des Sommers, reift nun diese zweite Generation, die für die nächste Brunst bestimmt ist, soweit heran, dass sie im Wesentlichen als fertig bezeichnet werden kann; aus dem indifferenten Keimmaterial differenzirt sich ausserdem eine zweite Generation, die für die übernächste Brunst bestimmt ist. *Rana fusca* geht also in den Winterschlaf mit einer fertigen Generation von Keimstoffen für die nächste Brunst, einer im Werden begriffenen Generation für die übernächste Brunst und einem Vorrath jüngsten Keimmateriales. Die Paarung kann somit sofort nach dem Verlassen des Winterschlafes erfolgen.

Bei *Rana esculenta* ist die Production der Samenkörper nicht an bestimmte Monate gebunden, es finden sich zu allen Jahreszeiten sämmtliche Stadien der Samenbildung, wenn auch in wechselnden Verhältnissen, und *Rana esculenta* geht nicht mit fertigem Samenvorrath in den Winterschlaf (Nussbaum, Grünhagen, Ploetz). Die Vorgänge innerhalb der weiblichen Keimdrüse scheinen dagegen, nach der Darstellung von Nussbaum, ziemlich den gleichen Cyklus zu befolgen wie bei *Rana fusca*.

c) Entwickelung der Keimdrüsen und der Fettkörper.

1. Entwickelung der Keimdrüsen.

c) Entwickelung der Keimdrüsen und der Fettkörper.

1. Entwickelung der Keimdrüsen.

Indifferenter Zustand. Die ersten Entwickelungsvorgänge, die zur Bildung der Keimdrüse führen, verlaufen bei beiden Geschlechtern in gleicher Weise.

Bei *Rana fusca* ist die Anlage der Geschlechtsdrüsen schon sehr frühzeitig (wenn die äusseren Kiemen noch bestehen) im mittleren Drittel der Pleuroperitonealhöhle, median von den Wolff'schen Gängen erkennbar (Nussbaum). Diese frühe Erkennbarkeit ist ermöglicht durch den Gehalt der den fraglichen Zellcomplex bildenden Elemente an Dotterplättchen. Bei 1,4 cm langen Larven ist der Complex nicht nur durch die Grösse der Zellen, sondern auch durch den alleinigen Besitz von Dotterplättchen vor allen übrigen Gebilden des Körpers ausgezeichnet.

Nach Bouin ist der fragliche Zellcomplex zuerst unpaar, zwischen beiden Lamellen der Wurzel des Mesenteriums ventral von der Aorta gelegen (10 mm lange Larven von *Rana fusca*), dann plattet er sich ab und theilt sich der Länge nach in zwei seitliche Hälften, die nun immer mehr in die Peritonealhöhle prominiren und sich dabei von der Unterlage abheben (Larven von 13 bis 14 mm Länge). Damit sind dann die Anlagen der paarigen Geschlechtsdrüsen gegeben, die zwischen dem Vornierengang und der Aorta gelagert sind.

Die Anlage der Geschlechtsdrüsen lässt schon frühzeitig zwei Arten von Elementen unterscheiden: 1. die schon erwähnten, durch ihre Grösse und ihren Dottergehalt ausgezeichneten Zellen, die Ureier (Geschlechtszellen, Nussbaum; *cellules sexuelles primordiales*, Bouin; Ureier oder Vorkeime, C. K. Hoffmann), und 2. kleinere und helle Elemente (Peritonealzellen, Nussbaum, C. K. Hoffmann; *cellules épitheliales ou petites cellules germinatives*, Bouin). Die Ureier sind die Stammzellen für die späteren Geschlechtszellen.

Nur kurz sei hier die Frage nach der Herkunft, Bedeutung und Vermehrung dieser beiden Arten von Elementen berührt. Nach Nussbaum sind die Geschlechtszellen oder Ureier von vornherein specifische Elemente, die direct von den Furchungszellen abstammen, nicht aber erst durch nachträgliche Umwandlung aus schon anderweitig differenzirten Zellen entstanden sind. Auch fernerhin entstehen neue Geschlechtszellen immer nur durch Theilung aus den schon vorhandenen. Im Gegensatz dazu sind nach C. K. Hoffmann auch die Geschlechtszellen nur umgewandelte Peritonealzellen, und ihre Vermehrung kann somit auch in der Folge noch durch solche Umwandlung von Peritonealzellen stattfinden. Noch weiter geht Bouin. Nach diesem ist die erste Entstehung

der Geschlechtszellen nicht mit Sicherheit zu ermitteln, doch ist es möglich, dass es sich um Elemente handelt, die aus dem Dottersack ausgewandert sind. Im Verlaufe der weiteren Entwickelung kommen aber noch hinzu: umgewandelte Peritonealzellen und umgewandelte Mesenchymzellen der Nachbarschaft. Ist dies richtig, so wären die Geschlechtszellen ihres specifischen Charakters durchaus beraubt.

Die weitere histologische Umwandlung der ursprünglichen Anlage besteht zunächst darin, dass die Geschlechtszellen, nachdem sie bis zu einer gewissen Grösse herangewachsen sind, ihre Dotterplättchen verlieren, worauf sie dann auch indirecte Theilungen eingehen.

Bouin unterscheidet bis zu diesem Stadium eine Periode der Aufspeicherung des Dottermateriales, die ihr Maximum kurz vor der Zweitheilung der Keimdrüsenanlage erlangt, alsdann eine Periode der Assimilation, d. h. der Umwandlung des aufgespeicherten Materiales zu Eisubstanz, die nach der Ausbildung des paarigen Zustandes der Keimdrüse beendet ist. Alsdann hat die Geschlechtszelle den Zustand des „*ovule primordiale*“ erreicht und tritt damit in die Periode der Vermehrung.

Durch die Theilungen der Geschlechtszellen nimmt die Anlage der Geschlechtsdrüse an Umfang zu, ihr Querschnitt wird birnförmig, wobei das verdickte Ende nach aussen gekehrt ist, der verjüngte Pol medial liegt und durch eine Bauchfellduplicatur (späteres Mesovarium resp. Mesorchium) festgehalten wird. Am Ende dieser ersten Periode, in der die Geschlechtsdrüse noch einen indifferenten Charakter besitzt, treten die sogenannten Zellnester auf und ausserdem wachsen die Genitalcanäle (Geschlechtsstränge) der Urniere in die Keimdrüse hinein. Nach Nussbaum würde das bei *Rana fusca* (in Bonn) gegen Ende Mai der Fall sein, wenn die Anlage der Hinterbeine deutlich hervortritt und die Larven eine Gesammtlänge von circa 2,3 cm erlangt haben. Die „Zellnester“ entstehen durch mehrfache Theilung der Ureier oder Geschlechtszellen, wobei die Theilzellen zusammen liegen bleiben. Während anfangs die neu entstehenden Geschlechtszellen (mögen sie nun ausschliesslich durch Theilung aus den schon vorhandenen oder auch durch Umwandlung anderer Elemente entstehen) einzeln von den Peritonealzellen wie von einer Kapsel umschlossen werden, bleiben nun „die neugebildeten Zellen für eine lange Zeit innerhalb der sich dehnenden und von peritonealen Zellen gebildeten Kapsel zusammen liegen“ und durchlaufen in der Kapsel eine Reihe von Veränderungen (Nussbaum). Aus den Zellnestern bilden sich nämlich nun entweder die Follikel mit den Eiern, oder aber die Hodenschläuche mit den Spermatogonien und Follikelzellen.

Das Einwachsen der Genitalcanäle der Urniere in die Anlage der Keimdrüse wurde schon auf S. 233 erwähnt; hier ist nun das Schicksal der Canäle innerhalb der Keimdrüse zu erörtern. Dasselbe ist ein verschiedenes, je nachdem es sich um ein werdendes Männchen oder Weibchen handelt. Hoffmann und Gemmill geben übereinstimmend an, dass zu der Zeit, wo die Genitalcanäle in die Keimdrüse einwachsen, das erste für die Diagnose des Geschlechtes charakteristische Merkmal sichtbar wird. Handelt es sich um ein Männchen, so bewahrt die Keimdrüse einen compacten, soliden Bau; die einzelnen Geschlechtszellen wie die Zellnester nebst den Peritonealzellen nehmen die Hauptmasse des Organes ein, während im Centrum der Anlage die Genitalcanäle eng an einander gepresst liegen. Handelt es sich dagegen um ein Weibchen, so rücken die Geschlechtszellen u. s. w. ganz an die Peripherie der Anlage, und im Innern entsteht ein mit lockerem Gewebe gefüllter Raum, der von den einwachsenden Genitalcanälen occupirt wird. Indem diese sich ausweiten, entsteht innerhalb der Keimdrüse eine Anzahl gegen einander abgeschlossener Räume oder Kammern, deren Epithel sich von innen her gegen die Zellmassen der Peripherie anlegt. Die Zahl dieser Kammern oder Ovarialfächer wird ursprünglich der Zahl der Genitalcanäle entsprechen, die von den Glomeruluskapseln der Urniere aus in die Keimdrüse einwachsen (C. K. Hoffmann).

Hoden. Die weitere Entwickelung, die eine zum Hoden werdende Keimdrüse einschlägt, ist nach C. K. Hoffmann die, dass sich die bis jetzt einander ähnlichen Zellen eines Zellnestes zu zweierlei Arten von Zellen umwandeln: die einen zu Spermatogonien (Ursamenzellen), die anderen zu Zellen, die die Spermatogonien umhüllen (Follikelzellen). Die Enden der Genitalcanäle verwachsen mit einander und bilden so die Anlage des intratesticulären Hodennetzes, das sich mit den Hodenschläuchen, die aus den Zellnestern hervorgehen, in Verbindung setzt.

Ovarium. Bei der Weiterentwickelung der weiblichen Keimdrüse bilden sich die Zellnester zu Eifollikeln um. Nach der neuesten Darstellung (Gemmill, 1896, für *Pelobates fuscus*) kann dabei ein Zellnest entweder nur einen Follikel mit einem Ei, oder aber deren mehrere hervorgehen lassen (nach C. K. Hoffmann würde bei *Rana fusca* aus jedem Zellnest nur ein Follikel mit einer Eizelle werden). Die Eizelle selbst entsteht durch directe Umbildung aus einer Zelle des Nestes, die die anderen überholt. Letztere werden

zu Follikelzellen. Nach Gemmill treten alle Zellen des Nestes in den Beginn der Umbildung, die zur Eizelle führt, ein, doch mit verschiedenem Erfolge: einige bleiben bald zurück und wandeln sich zu Follikelzellen um, andere kommen weiter, gehen aber doch nach Ueberschreitung einer gewissen Grenze zu Grunde und zerfallen, einige wenige können es auch noch bis zum Stadium des Eies bringen. So können sich also zwei, drei, in seltenen Fällen sogar vier Eier in einem Zellnest bilden. Jedes Ei erhält sein Follikelepithel, das zum Theil von den übrigen Zellen des Nestes, zum Theil auch von indifferenten Zellen der Umgebung gebildet wird.

Da thatsächlich, worauf u. A. Nussbaum aufmerksam macht, im Ovarium auch des erwachsenen Frosches, Follikel mit zwei oder gar noch mehr Eiern angetroffen werden, so wird man auch als weitere Möglichkeit annehmen müssen, dass mehrere aus einem Zellnest entstandene Eier von einem gemeinsamen Follikelepithel umgeben bleiben können.

Schon in diesem Stadium, wie in allen späteren und auch noch beim zeugungsfähigen Thier, finden sich (Nussbaum, C. K. Hoffmann) in jedem Ovarium neben ausgebildeten Eifollikeln auch noch Entwickelungsstadien derselben, und zwar liegen ganz gesetzmässig, am meisten peripher, der peritonealen Oberfläche des Ovariums nahe, die jüngsten Stadien, d. h. die Zellnester und die Ureier, die vereinzelt oder in kleinen Häufchen zwischen den Peritonealzellen verstreut liegen, am meisten central aber die am weitesten entwickelten Eierstockseier.

Wie erwähnt, wird das Centrum des embryonalen Ovariums durch die Genitalcanäle eingenommen, die sich zu grossen Kammern ausweiten. Ob die definitive Zahl der Ovarialfächer mit derjenigen der ursprünglichen Genitalcanäle übereinstimmt, vermochte Hoffmann nicht festzustellen. Jedenfalls tritt die äusserlich sichtbare Lappung des Ovariums erst im Laufe der ersten Jahre auf (siehe unten). Das Epithel, das die Ovarialfächer austapezirt (Innenepithel, O. Schultze), ist anfangs cubisch, plattet sich aber dann immer mehr ab und tritt in engere Beziehung zu den Follikeln, die sich von der Wand der Kammern aus in deren Hohlraum vorwölben. Es umwächst diese und schiebt sich auch zwischen den kleineren Follikeln bis nahe an das Peritonealepithel vor, so dass die Wand des Ovariums sehr dünn wird und an manchen Stellen fast nur aus zwei Epithellamellen besteht. Zwischen den Follikeln bildet sich in späteren Entwickelungsstadien ein spärliches bindegewebiges Stroma aus.

Ueber die äussere Oberfläche des Ovariums schieben sich die gewöhnlichen Epithelzellen der Peritonealhöhle hin. Anfangs mehr cubisch gestaltet, nehmen sie (*Rana fusca* von 6 cm Gesammt- und

3 cm Rumpflänge, *Rana esculenta* 4 cm) allmählich die flache Form an, die die Zellen an anderen Stellen der Peritonealhöhle schon früher erlangen (Nussbaum).

Zeitliche Verhältnisse. Ein bemerkenswerther Umstand ist, dass die Geschlechtsdrüsen in ihrer Entwickelung von der Entwickelung der übrigen Organe unabhängig sind. Nussbaum hob zuerst hervor, dass man nicht mit Sicherheit bestimmen könne, welcher Zustand der Geschlechtsdrüsen bei dieser oder jener Larve gefunden werden würde; auch Born weist auf diese Incongruenz hin, und vor Allen Pflüger. *Ranae fuscae*, die sich Ende Mai und Anfang Juni verwandelt hatten, zeigten nach der Metamorphose noch ganz embryonale Geschlechtsorgane: lange, cylindrische, platte, mit kleinen Zellen erfüllte Stränge. Auch drei Wochen nach der Metamorphose war bei Fröschchen, die sich Anfang Juni verwandelt hatten, das Geschlecht nur bei 4 unter 45 untersuchten Individuen mit Sicherheit bestimmbar. Andererseits war bei Thieren, die sich erst Mitte Juli verwandelten, gleich nach der Metamorphose das Geschlecht meist mit der Lupe gut erkennbar, und bei ganz zurückgebliebenen Larven fanden sich Mitte August Eierstöcke von mächtiger Grösse, bei denen die Graaf'schen Follikel schon mit blossem Auge oder doch mit der Lupe leicht erkennbar waren. Aber selbst im August und September fand Pflüger noch junge, in der Natur entstandene *Ranae fuscae* in nicht ganz unbeträchtlicher Zahl, bei denen selbst mit der Lupe das Geschlecht nicht sicher diagnosticirt werden konnte, ja manchmal fanden sich in der Entwickelung so weit zurückgebliebene Genitalien, dass auch das Mikroskop keinen Aufschluss gab.

Eierstock und Hoden in den drei ersten Lebensjahren (vor Eintritt der Geschlechtsreife).

Eierstock und Hoden in den drei ersten Lebensjahren (vor Eintritt der Geschlechtsreife).

Seitdem G. Born 1881 zuerst der Frage nach den das Geschlecht bestimmenden Ursachen auf dem Wege des Experimentes an *Rana fusca* näher trat und durch sein Aufsehen erregendes Resultat auch andere Untersucher zu gleichen Arbeiten bestimmte, hat die Frage nach den Unterschieden der jugendlichen männlichen und weiblichen Keimdrüsen eine gewisse Wichtigkeit erlangt, und so mögen die diesbezüglichen Hauptpunkte noch kurz zusammengestellt sein. Sie beziehen sich auf *Rana fusca* nach der Metamorphose, und basiren auf den Angaben von Born und besonders von Pflüger. Die Grössenangaben sind nach den Erhebungen von Pflüger gemacht.

I. Die Keimdrüsen des ersten Lebensjahres, nach der Metamorphose (*Rana fusca* von circa 13 bis 18 mm, also durchschnittlich 15 mm Länge).

1. Ist der Charakter der Keimdrüsen deutlich ausgesprochen, so findet sich Folgendes.

Grösse und Form der Geschlechtsdrüsen variiren ausserordentlich. Der Eierstock übertrifft im Allgemeinen den Hoden um das Vielfache an Grösse; seine Länge beträgt mehr als die Länge der Hälfte der Niere, sein stumpfes Ende ragt vorn noch über die Niere hinaus. Es kommen aber (Pflüger) selbst bei kräftigen in der freien Natur entwickelten Thieren und ein bis zwei Monate nach abgeschlossener Metamorphose Eierstöcke vor, die kleiner als die Hoden anderer gleichaltriger Thiere sich erweisen. Während man also sich im Allge-

meinen darauf verlassen kann, dass die sehr grossen, die Hälfte der Niere und mehr einnehmenden Sexualdrüsen Eierstöcke sind, darf man die kleinen nicht ohne Weiteres für Hoden halten. Die Oberfläche des Eierstockes zeigt wellig verlaufende Conturen, selbst Einschnürungen als Beginn der späteren Lappenbildung, und an verschiedenen Stellen sind die Dimensionen der Drüse oft auffallend verschieden. Die Hauptsache ist aber, nach Born, dass man die Oberfläche der Drüse mit runden, hell durchscheinenden, durch weisse Linien von einander abgesetzten Flecken („Wasserflecken“ Born's) bedeckt sieht. Die mikroskopische Untersuchung, die in letzter Instanz die Diagnose sichern muss, zeigt, dass sie der optische Ausdruck der in ihren Follikeln wohl entwickelten Eier sind. Die Hoden sind fünf- bis sechsmal kleiner als die Nieren, schmal, oval, etwas seitlich platt gedrückt, mit gleichmässig geschwungenen Conturen, am caudalen Pol etwas zugespitzt. Auf ihrer Oberfläche bemerkt man dicht neben einander stehende, meist ovale, gleichmässig weisse Flecken. Auch dies ist der Ausdruck der mikroskopischen Structur. Die ovalen Flecken stellen die nach aussen gerichteten Basen der Hodenschläuche dar; ihre weisse Farbe rührt daher, dass sie ganz mit den kleinen, gleichmässig grossen Spermatogonien angefüllt sind (G. Born).

2. Pflüger's mühsame und sorgfältige Erhebungen zwingen zu dem Schluss, dass Drüsen, die im ersten Lebensjahre äusserlich in Gestalt und Grösse ganz das charakteristische Ansehen eines Eierstocks haben, doch ihrem inneren Wesen nach hermaphroditisch sein und später ausschliesslich zu Hoden werden können (siehe Hermaphroditismus).

3. Hermaphroditische Keimdrüsen des ersten Lebensjahres können bei der makroskopischen Untersuchung ihrem Charakter nach „zweifelhaft“ bleiben, da sie Charaktere beider Keimdrüsen zur Schau tragen.

4. Selbst bei den in freier Natur entwickelten *Ranae fuscae* sind im August und September die Keimdrüsen manchmal noch so weit in der Ausbildung zurück, dass mit der Lupe und manchmal sogar mit dem Mikroskop kein Aufschluss über ihre Natur gewonnen werden kann (Pflüger).

II. Die Keimdrüse im zweiten Lebensjahre (*Rana fusca* von 22 bis 37 mm, circa 30 mm Länge).

Bei 253 Fröschchen des zweiten Lebensjahres vermochte Pflüger die Diagnose des Geschlechtes schon mit blossem Auge mit Leichtigkeit auszuführen. Eierstock und Hoden haben also ihren definitiven Charakter angenommen; Zwitterdrüsen, die zweifelhaft sein könnten, würden demnach als Ausnahmen schon unter die Fälle von Hermaphroditismus des späteren Lebens gehören. Die Eierstöcke sind noch im Juli, in Alkohol untersucht, schneeweiss und haben hier und da auf der Oberfläche eine leichte Kräuselung. Erst im August zeigen einzelne Ovarien einen gelblichen Schein. Diese Pigmentlosigkeit des Eierstockes ist ein sehr werthvolles diagnostisches Merkmal für Weibchen des zweiten Lebensjahres bei Thieren, die ihrer Grösse nach möglicherweise als dreijährig verdächtig erscheinen (Pflüger). Die Hoden schwanken in ihren Dimensionen beträchtlich, unabhängig von der absoluten Körpergrösse des Thieres, aber auch die grössten waren kleiner als die „zweifelhaften“ Drüsen der Fröschchen des ersten Lebensjahres (Pflüger).

III. Die Keimdrüsen im dritten Lebensjahre (*Rana fusca* von 45 bis 55 mm; also circa 50 mm Länge).

Ein Irrthum im Geschlecht ist nicht mehr möglich. Der Eierstock ist, abgesehen von der stark gekräuselten Oberfläche und der bedeutenden Grösse,

in Alkohol betrachtet nicht mehr weiss, sondern zart seegrün und mit Spuren wie auch grösseren Mengen schwarzen Pigmentes durchsetzt. Der Hoden hat seine charakteristische Gestalt und gelblich weisse Farbe.

Aus den oben gegebenen Zahlen lassen sich die dreijährigen Weibchen mit Sicherheit erkennen, aber nicht immer die gleichaltrigen Männchen. Pflüger fand bei Männchen der fraglichen Grösse die Hoden im Juli und August von wenigen Millimetern Länge, bei einigen aber über 1 cm lang. Letztere Männchen waren also vielleicht schon älter, aber von kleiner Statur.

2. Entwickelung der Fettkörper.

2. Entwickelung der Fettkörper.

Der Fettkörper jeder Seite entsteht in engem Zusammenhange mit der Keimdrüse. Bouin findet bei 13 mm langen Larven von *Rana fusca* jederseits eine einheitliche Peritonealfalte neben der Wurzel des Mesenteriums: aus dem vorderen Theile derselben geht der Fettkörper, aus dem mittleren die Keimdrüse hervor; der hintere Theil verschwindet entweder wieder oder lässt einen „falschen Fettkörper“ hervorgehen. Eine Abgrenzung zwischen dem vorderen und dem mittleren Theil der Falte ist anfangs nicht vorhanden; das verschiedene Schicksal documentirt sich aber dadurch, dass in dem mittleren Theile Ureier vorhanden sind, die in dem vorderen fehlen. Dagegen tritt nun hier eine Anfüllung der Falte mit Mesenchymzellen ein, die nach Bouin aus der Umgebung des lateral von der Peritonealfalte gelagerten Vornierenganges stammen (*Rana fusca*, Larven von 20 mm Länge). Durch indirecte Theilung vermehren sie sich in der Folge. Bei Larven von 25 bis 30 mm Länge tritt die erste äusserliche Abgrenzung zwischen dem vorderen zum Fettkörper werdenden und dem mittleren zur Keimdrüse werdenden Abschnitt der Peritonealfalte, in Form einer Einschnürung, auf (siehe Fig. 61 auf S. 228). Bald (*Rana fusca* 30 mm) beginnt auch Fett in den Zellen producirt zu werden, und zwar zuerst in den centralen Zellen. Von hier aus schreitet der Fettbildungsprocess nach der Peripherie vor (Bouin).

Bei der weiteren Grössenentwickelung der Fettkörper macht der linke Körper raschere Fortschritte als der rechte; er erhält früher seine fingerförmigen Lappen (v. Wittich, Marshall und Bles).

Dass die Anlage des Fettkörpers mit der der Keimdrüse ein Continuum bildet, hat schon v. Wittich beobachtet; Marshall und Bles, Giglio-Tos und Bouin haben es bestätigt. Nur in der Auffassung der Umbildungsprocesse finden sich Differenzen. Nach v. Wittich handelte es sich um eine fettige Degeneration des vordersten Endes der Genitalleiste, und Marshall und Bles schliessen sich dieser Anschauung an. Dagegen hat Giglio-Tos mit Nachdruck betont, dass fettige Degeneration immer etwas Pathologisches sei und bei der Entstehung eines Organes, das durchaus nicht rudimentär, sondern

in voller Function sei, nicht angenommen werden dürfe. Giglio-Tos leitet die mesenchymatöse Zellmasse, die zum Fettkörper wird, von der Adventitia der *Vena cava posterior*, in deren Nähe der Fettkörper entsteht, her. Dagegen hat Bouin die ursprüngliche Continuität der Peritonealfalte, aus der später der Fettkörper und die Keimdrüse wird, wieder betont und im Uebrigen als Quelle der Mesenchymzellen das Gewebe um den Vornierengang angegeben. Darin, dass der Fettkörper nicht aus der „Degeneration" eines Keimdrüsenabschnittes hervorgehe, sondern eine Bildung für sich sei, schliesst er sich an Giglio-Tos an. Dass ontogenetisch in dem vorderen Theil der Peritonealfalte niemals Ureier entstehen, hat Bouin speciell festgestellt. — Damit dürfte denn auch eine Beziehung des Fettkörpers zu dem sogenannten Bidder'schen Organ des Krötenhodens, wie sie vermuthet worden ist, zurückzuweisen sein, die übrigens auch schon früher von Spengel und Knappe bestritten wurde. Der letztere Autor zeigte bereits, dass der Fettkörper und das Bidder'sche Organ von Bufo unabhängig von einander entstehen (siehe auch Hermaphroditismus).

Eine von Giles geäusserte Anschauung, nach der der Fettkörper durch fettige Degeneration der Vorniere entstehe, beruhte, nach übereinstimmenden Angaben aller Untersucher, auf einem Irrthum.

2. Männliche Geschlechtsorgane (*Organa genitalia virilia*).

2. Männliche Geschlechtsorgane.

In Folge der engen Verknüpfung der Harnorgane mit den männlichen Geschlechtsorganen ist ein Theil der Einrichtungen, die im Dienste der Geschlechtsorgane stehen, schon bei Schilderung der Harnorgane besprochen worden: das Verhalten der samenableitenden Wege innerhalb der Niere, sowie die besondere Anpassung des *Ductus deferens* an die samenableitende Function beim Männchen. Es bleiben somit hier noch zu schildern: die männliche Keimdrüse selbst und ihre Verbindung mit der Niere, also der Hoden und das Hodennetz, sowie die auch beim Männchen erhalten bleibenden Müller-schen Gänge.

1. Der Hoden (Testis) und das Hodennetz.

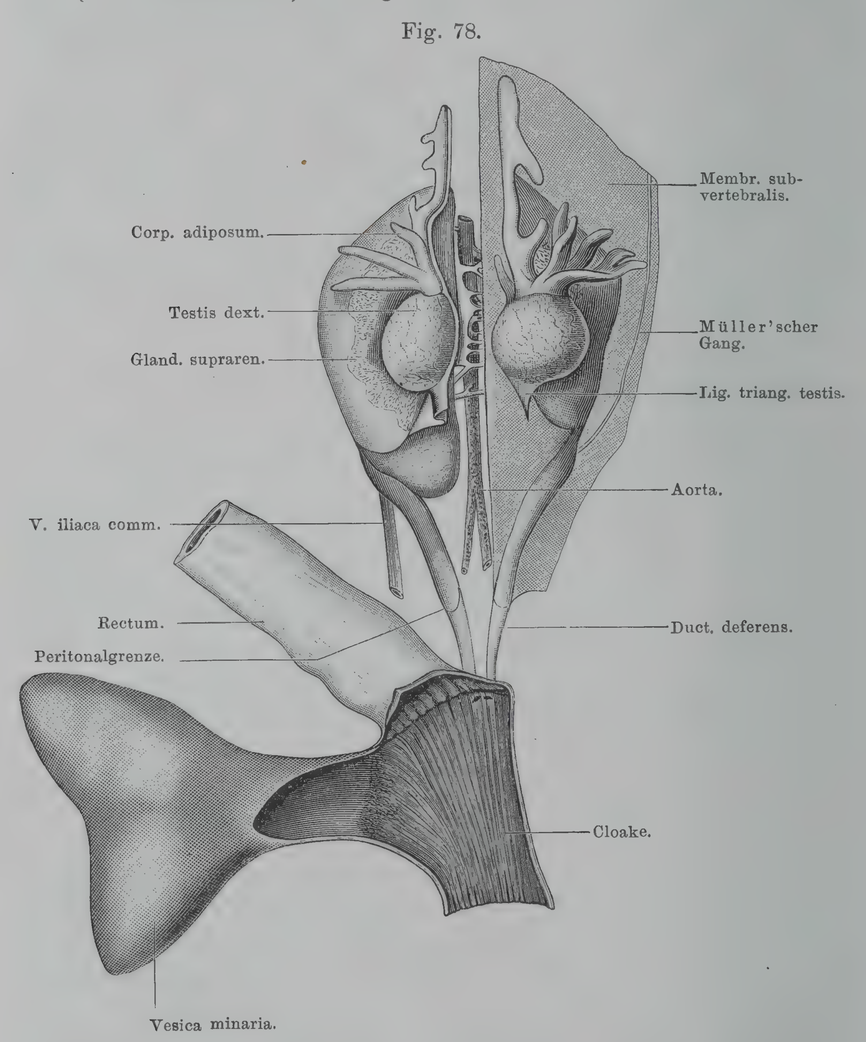
1. Der Hoden und das Hodennetz.

Der Hoden jeder Seite stellt einen ovalen oder mehr rundlichen, in dorso-ventraler Richtung meist abgeplatteten, compacten Körper von rein gelbweisser oder mehr oder weniger schwärzlicher Farbe dar, der an der dorsalen Bauchhöhlenwand, dicht neben der Mittellinie ventral von der Niere gelagert ist. Seinem vorderen Umfang sitzt der Fettkörper an, die Ventral- und die Dorsalfläche, ferner die laterale Kante und der caudale Umfang sind frei und glatt vom Peritoneum überzogen; die mediale Kante ist am Peritoneum mittelst des sogenannten Mesorchium befestigt und stellt das Hilusgebiet dar, in dem die Hodenausführungsgänge den Hoden verlassen

und die Gefässe und Nerven ein- und austreten. Die Oberfläche des Hodens lässt häufig eine Felderung erkennen.

Grösse, Form und Farbe des Hodens unterliegen vielen Schwankungen, die theils durch die Species, theils durch Alter und Jahreszeit (Functionszustand) bedingt sind.

Fig. 78.

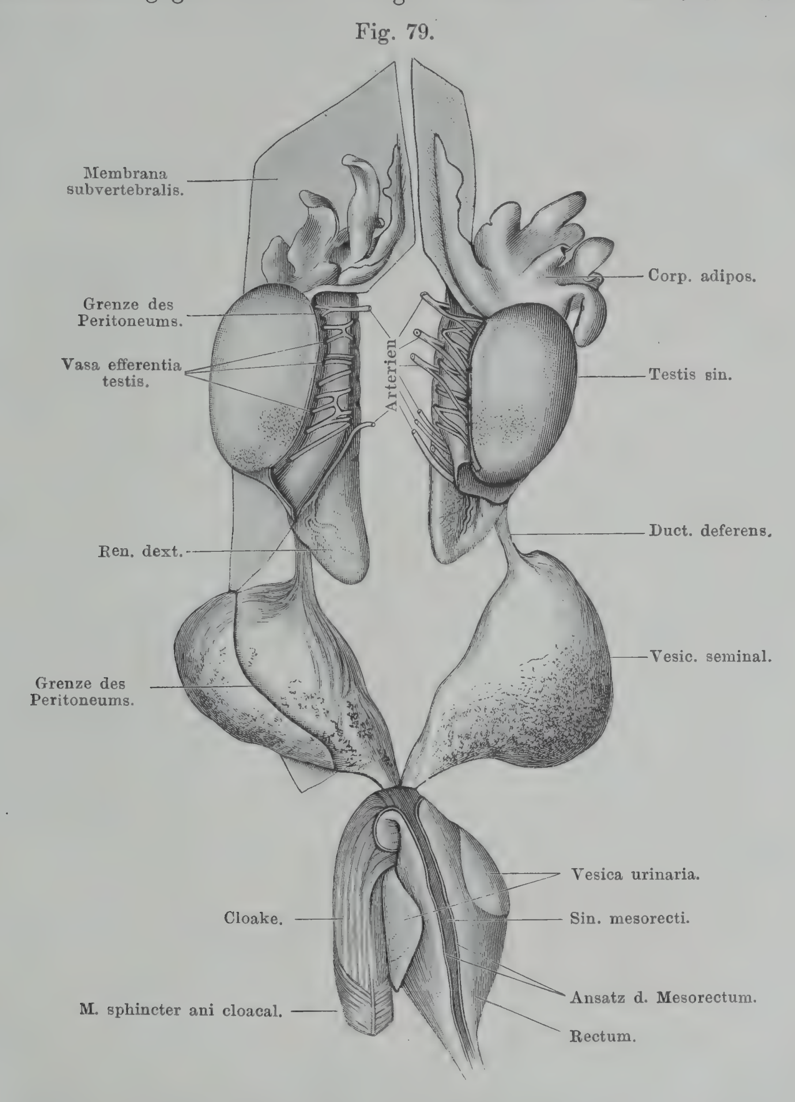


Männliche Urogenitalorgane von Rana esculenta; auf das Doppelte vergrössert. Linkerseits ist ein Stück der Membrana subvertebralis mit dem Müller'schen Gange erhalten. Cloake von der Ventralseite eröffnet.

Der Hoden von *Rana esculenta* ist rein gelb, unpigmentirt, und im Vergleich zu dem von *Rana fusca* klein. Häufig finde ich

ihn mehr rundlich gestaltet, ja sogar mit Ueberwiegen des Querdurchmessers gegenüber dem Längsdurchmesser. In anderen Fällen

Fig. 79.



Männliche Urogenitalorgane von Rana fusca in der Brunst; auf das Doppelte vergrössert. Die Hoden sind nach Entfernung des medialen Blattes des Mesorchium nach aussen umgelegt, um die Vasa efferentia testis zu zeigen. Samenblasen maximal vergrössert. Von der rechten Membrana subvertebralis sind einzelne Abschnitte erhalten.

ist er längsoval. Der Längs- und der Querdurchmesser betragen etwa 4 bis 7 mm; bei allen mir augenblicklich zur Verfügung stehenden Exemplaren (von circa 8 cm Länge) erreichte keiner der Durchmesser

die Länge von 1 cm. Die Grössenschwankungen des Hodens innerhalb eines Jahres sind bei *Rana esculenta* gering, was damit zusammenhängt, dass die Thätigkeit des Hodens während des ganzen Jahres eine mehr gleichmässige ist, d. h. es finden sich zu allen Jahreszeiten sämmtliche Phasen der Bildung und Abstossung der Spermatozoen, wenn auch in wechselnden Verhältnissen (Ploetz). v. la Valette St. George giebt an, dass die durchschnittliche Grösse des Hodens bei *Rana esculenta* 5 : 4 mm betrage; ein Mal fand sich nur ein Hoden, der jedoch eine Grösse von 7 : 5 mm besass.

Der Hoden von *Rana fusca* ist grösser; an allen zur Zeit von mir untersuchten Exemplaren war er längsoval gestaltet, und sein Längsdurchmesser betrug 1 cm und darüber. Er bedeckt somit einen grösseren Abschnitt der Niere als der von *Rana esculenta.* Die Schwankungen der Grösse innerhalb eines Jahres sind viel beträchtlicher als bei *Rana esculenta*, da die Hodenthätigkeit eine cyklische ist, somit zeitlich gut getrennte Phasen der Bildung und Abstossung der Spermatozoen erkennen lässt (Ploetz). Am grössten ist er im August, am kleinsten im Mai. Häufig ist der Hoden von *Rana fusca* pigmentirt. Je nach dem Grade der Pigmentirung ist dann die Oberfläche gelb mit schwärzlichen Partien oder gleichmässig schwärzlich. Dass aber eine gewisse Pigmentirung immer vorhanden sei, wie Leydig anzunehmen scheint, ist nicht richtig; es kommen auch bei *Rana fusca* gar nicht selten ganz unpigmentirte Hoden vor (Pflüger und Smith, Ploetz; ich selbst fand in diesem Frühjahr während der Brunstperiode bei *Rana fusca* fast nur pigmentlose Hoden). Schwankungen des Pigmentes in Abhängigkeit von der Jahreszeit beschreibt Ploetz.

Der Hoden von *Rana arvalis* soll nach Leydig dem von *Rana esculenta* gleichen, also pigmentlos sein; doch fanden Pflüger und Smith auch bei der genannten Species pigmentirte Hoden.

Verhalten des Hodens zum Peritoneum. Der Hoden wird zum grössten Theile seiner Oberfläche vom Peritoneum überzogen. Er ist in die *Membrana subvertebralis*, lateral von der Mittellinie und medial von der Niere, eingewebt und sitzt dieser Membran mit seiner medialen Kante auf. Ausser der medialen Kante, die das eigentliche Hilusgebiet bildet, ist aber auch noch der vordere Umfang des Hodens vom Peritoneum nicht bedeckt, weil hier der Fettkörper aufsitzt. Die Umschlagslinie des Peritoneums umzieht somit einen schmalen Streifen an der medialen Kante und ein breiteres Feld am cranialen Umfang des Hodens. Entsprechend der medialen Kante sitzt der Hoden auf der *Membrana subvertebralis*, deren laterale (von der Niere kommende) und mediale (zur *Radix mesenterii* ziehende) Partie als Mesorchium zusammengefasst werden

und die sich gegen das caudale Ende des Hodens hin zu einer dreieckigen Peritonealduplicatur (*Ligamentum triangulare testis*) erhebt. Die geringe Breite des Hilusgebietes gestattet es, den Hoden medial- und lateralwärts umzulegen; grössere Lageverschiebungen vermag er dagegen nicht zu erleiden. Da im Gebiete zwischen den Hoden die beiden Platten des Mesenterium fest mit einander verwachsen sind, so werden auch die Hoden beider Seiten eng mit einander verbunden.

Die Arterien des Hodens sind die etwa in der Dreizahl vorhandenen *Aa. spermaticae* aus den *Aa. urogenitales*; sie werden von den letzteren ventral vom medialen Nierenrande abgegeben und treten innerhalb des lateralen Mesorchiumblattes ventralwärts zu der medialen Kante des Hodens. Hier verzweigen sie sich theils auf der Oberfläche, theils in der Tiefe. Die Venen gehen als (2 bis 4) *Vv. spermaticae* entweder direct in die *V. cava posterior* oder in *Vv. renales revehentes*. Auch sie sind eine Strecke weit in das laterale Blatt des Mesorchium eingeschlossen. Die Lymphgefässe begleiten sowohl die oberflächlichen wie die tiefen Blutgefässe, und münden in den *Sinus subvertebralis* ein (Langer). Mit den Arterien gelangen auch sympathische Nerven in den Hoden hinein.

Ausführungsgänge. Aus der medialen Kante des Hodens treten eine Anzahl feiner Canäle, die *Vasa efferentia testis* (Bidder), heraus und wenden sich innerhalb des lateralen Blattes des Mesorchium medial- und dorsalwärts, um in die ventrale Fläche der Niere, nahe dem medialen Rande, einzutreten. Die Zahl dieser *Vasa efferentia* schwankt, und zwar nicht nur individuell, sondern auch bei einem und demselben Thiere, zwischen rechts und links. Bidder giebt für *Rana fusca* die Zahl 4 bis 10 an, Wiedersheim fand nie weniger als 4 und nie mehr als 11 Hodenausführungsgänge, wohingegen Frankl bei *Rana esculenta* ein Schwanken zwischen 5 und 18 beschreibt. Auf ihrem Verlaufe zwischen dem Hoden und der Niere bilden die Canäle häufig (Fig. 69 und 79), doch nicht immer, durch Verbindungen ein Netzwerk mit länglichen Maschen, das extratesticuläre Hodennetz. Nach Wiedersheim spalten sich gewöhnlich die Canälchen, kurz bevor sie in der Nierensubstanz verschwinden, unter spitzen Winkeln, und erst die daraus resultirenden Zweigchen senken sich in die Niere ein. Dieses Eintrittsgebiet nimmt nur einen Theil der vorderen zwei Drittel der Niere ein. In die Niere eingetreten, münden die Canälchen in den Längscanal, dessen Verbindung mit den Harncanälchen schon geschildert worden ist (siehe S. 252 ff.).

Häufig kommt es vor, dass nicht alle Gänge die Niere erreichen, sondern ein Theil von ihnen blind geschlossen vorher endet.

Die aus dem Hoden heraustretenden *Vasa efferentia testis*, die den extratesticulären Abschnitt des Hodennetzes bilden, sind die directe Fortsetzung

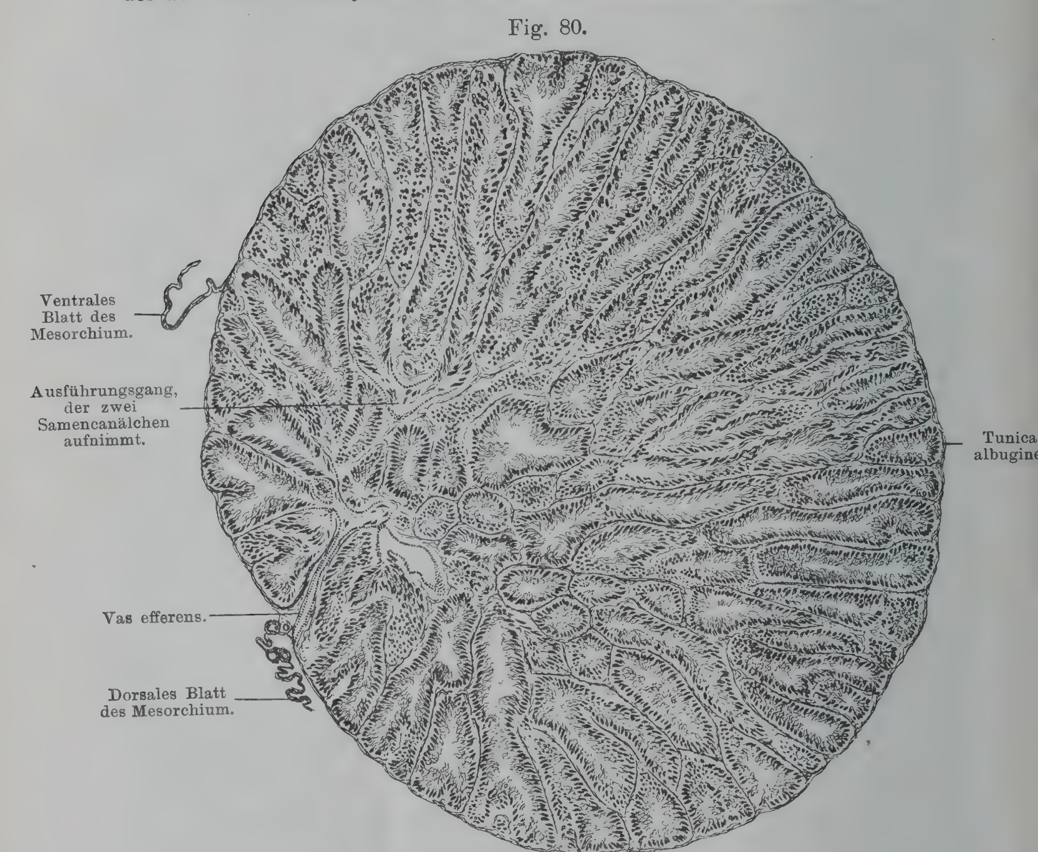
von Canälen, die ein intratesticuläres Hodennetz bilden und weiter unten beim „Bau des Hodens" geschildert werden. Die Canäle des Hodennetzes stammen von den Geschlechtscanälen der Urniere (S. 233 u. 296).

Bau des Hodens und des Hodennetzes.

Bau des Hodens und des Hodennetzes.

Der als Hoden bezeichnete Körper enthält in sich, abgesehen von Bindegewebe, Gefässen und Nerven, 1. den eigentlichen functionirenden Bestandtheil in Gestalt der Samencanälchen, und 2. das intratesticuläre Hodennetz als Beginn des ableitenden Canalsystems, das sich nach aussen in das extratesticuläre Hoden-

Fig. 80.



Querschnitt durch den Hoden von Rana fusca, zu Beginn der Brunstzeit. In den Samencanälchen Spermatozoënbündel, noch nicht abgestossen. In den Ausführungsgängen (links, d. h. nahe dem medialen Umfang) vereinzelte Spermatozoënballen. (Schwache Vergrösserung, hauptsächlich um die Anordnung der Canäle zu zeigen.)

netz fortsetzt. Functionell wie genetisch (S. 294 ff.) kommt beiden Componenten eine verschiedene Bedeutung zu.

Auf seiner Oberfläche ist der Hoden von einer Hülle, *Tunica albuginea*, bedeckt. Sie besteht aus festem Bindegewebe mit vereinzelten länglichen platten Kernen. Glatte Muskelzellen sind in ihr, wie Eberth für *Rana esculenta* speciell

festgestellt hat, nicht vorhanden. Soweit die Oberfläche des Hodens in den Leibesraum blickt, ist sie mit Peritonealepithel bekleidet; in dem Gebiete zwischen den Platten des Mesorchiums findet sich statt dessen das Endothel des *Sinus subvertebralis*. Unter der *Tunica albuginea* liegen Blutgefässe, bei *Rana fusca* auch die variabel vorhandenen Pigmentzellen, die der Oberfläche die schwärzliche Färbung verleihen können. Das verschiedene Vorkommen derselben wurde oben (S. 304) erörtert. Von der *Tunica albuginea* aus gehen sehr feine bindegewebige *Septula testis*, in die Tiefe, die die Hodencanäle von einander trennen. In der äusseren Zone, wo die Anordnung der Canäle eine deutlich radiäre ist, sind diese Septula sehr dünn, so dass die Canalwandungen nahe an einander liegen; nur stellenweise bedingen Blutgefässe eine etwas deutlichere Trennung. Reichlicher ist das interstitielle Bindegewebe im Gebiete der gewundenen Canalabschnitte und des intratesticulären Hodennetzes vorhanden, d. h. nach dem medialen Umfang zu, wo sich das Hilusgebiet findet.

Auch die Menge des interstitiellen Gewebes unterliegt bei *Rana fusca* periodischen Schwankungen. Ploetz giebt kurz an, dass das interstitielle Gewebe im Sommer, vom März bis September, im Durchschnitt etwas vermehrt und zell- und lückenreicher ist, auch scheinen die Hoden während des Sommers stärker durchblutet zu sein. Ausführlicher wurde das Verhalten des interstitiellen Gewebes im Froschhoden kürzlich durch Fr. Friedmann behandelt. Friedmann findet unter bestimmten Umständen auch im Froschhoden Repräsentanten der unter dem Namen der Leydig'schen Zwischensubstanz des Hodens bekannten typischen Zellformation, eigenthümliche, Fett oder Pigment oder beides enthaltende Zellen. Ihr Auftreten und Verschwinden ist eng an die Vorgänge der Spermatogenese im Innern der Tubuli geknüpft, in der Weise, dass Tubuli, in denen die Spermatogenese in vollem Gange ist, auch von reichlichen Mengen „interstitieller Substanz“ umgeben sind, während letztere in der Umgebung der Tubuli fehlt, in denen augenblicklich Pause der spermatogenetischen Vorgänge herrscht. Diesem Gesetz entsprechend zeigt die interstitielle Substanz bei *Rana fusca* ein periodisches Entstehen und Verschwinden. Sie wächst vom Juni bis October zu beträchtlicher Menge heran, um dann im Winter, vom October bis zur nächsten Brunst, wieder zu verschwinden. Nach der Brunst fehlt sie gänzlich. Ganz entsprechend ist bei *Rana esculenta*, deren Hoden zu jeder Jahreszeit Tubuli mit verschiedenen Stadien der Samenbildung enthalten, auch die interstitielle Substanz in einem und demselben Hoden verschieden entwickelt: reichlich um die Tubuli mit lebhafter, spärlich oder ganz fehlend um die mit stockender Samenproduction. Der Wiederersatz der interstitiellen Substanz erfolgt von dem gewöhnlichen äusserst spärlichen Bindegewebe in der Umgebung der Tubuli, und zwar in Form von Complexen, von denen je einer zu einem Tubulus gehört. Es finden sich alle Uebergangsstadien von gewöhnlichen Bindegewebszellen zu typischen interstitiellen Zellen.

Eine wichtige Function der interstitiellen Zellen sieht Friedmann darin, fettartige Nährstoffe aufzuspeichern, die von hier aus zum Theil in geformtem, zum Theil in gelöstem Zustande meist schnell in die Tubuli gelangen. Doch geschieht dies erst dann, wenn das von vornherein intratubulär auftretende Fett aufgebraucht ist (siehe Spermatogenese).

Die Samencanälchen. Die Samencanälchen (*Tubuli seminiferi*, Hodenschläuche, Hodenampullen) lassen zwei Abschnitte erkennen: sie beginnen an der Oberfläche gerade und mit radiärer Anordnung gegen das Centrum hin,

laufen dagegen mehr central vielfach gewunden durch einander. Die radiären Canalabschnitte der peripheren Zone beginnen blind unter der *Tunica albuginea*, und häufig sieht man hier, wie zwei gesondert entstehende sich mehr central mit einander vereinigen. Die radiären Abschnitte sind in der lateralen Hälfte des Hodens länger als in der medialen; dies liegt daran, dass das intratesticuläre Netz der Ausführungsgänge, zu dem hin die Canälchen radiär zusammenstrahlen, nicht genau in der Mitte des Hodens, sondern näher dem medialen Umfang gelagert ist (Fig. 80). Medial sind dementsprechend die radiären Abschnitte kürzer oder kaum unterscheidbar. Die gewundenen Innenabschnitte gehen in die Ausführungsgänge über, die das intratesticuläre Hodennetz repräsentiren.

Jedes Samencanälchen wird aussen von einer *Membrana propria* umgeben und enthält als Bekleidung derselben zellige Elemente von zweierlei Charakter: 1. samenproducirende Elemente verschiedener Generationen, die die Erzeugung von Spermatozoën zur Aufgabe haben, und je nach der augenblicklichen Functionsperiode ein verschiedenes Aussehen darbieten; 2. sogenannte Follikelzellen (v. la Valette St. George), die bei der Production der Samenfäden keine directe Rolle spielen, denen aber eine unterstützende Bedeutung („Nährzellen", Peter) zugeschrieben wird. Bertacchini beschreibt auch noch eine dritte Kategorie von zelligen Elementen, die, klein und platt, der Wand anliegen sollen. Auf sie, wie auf die Vorgänge bei der Samenbildung, ist noch speciell zurückzukommen.

Intratesticuläres Hodennetz. Näher dem medialen Umfang des Hodens beginnen die Ausführungsgänge des Hodens, die sich zwischen den hier gelagerten Hodencanälchen hindurchschlängeln, um an der medialen Kante des Hodens auszutreten. Innerhalb des Hodens hängen sie unter einander zusammen und bilden so, wie Spengel es ausdrückt, einen länglichen Sinus, in den von allen Seiten her die gewundenen Abschnitte der *Tubuli seminiferi* einmünden. Die einzelnen Canäle, die das intratesticuläre Hodennetz bilden, bestehen aus einer sehr dünnen *Membrana propria*, der Fortsetzung der *Membrana propria* der Samencanälchen, und einem einfachen niedrigen Cylinderepithel, das sich an die Zellenauskleidung der Samencanälchen anschliesst.

Extratesticuläres Hodennetz. Die *Vasa efferentia testis* sind in die bindegewebige Grundsubstanz des dorsalen Mesorchiumblattes eingeschlossen und hier von einer dünnen Lage glatter Muskelzellen umgeben. Das Epithel ist ein einschichtiges niedriges Cylinderepithel.

Samen und Samenbildung.

Samen und Samenbildung.

1. Die Samenfäden (Spermatozoa).

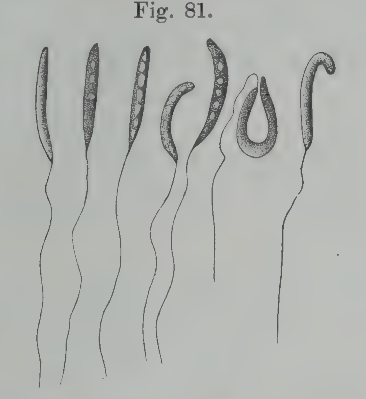
1. Die Samenfäden.

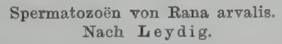
Die Samenfäden der einheimischen Rana-Species bieten wichtige Unterschiede dar. An allen ist ein Kopf und ein Schwanzfaden zu unterscheiden, welch' letzterer mit einem Mittelstück beginnt.

Die Samenfäden von *Rana esculenta* besitzen einen walzenförmigen, an beiden Enden etwas zugespitzten Kopf von 0,015 bis 0,021 mm Länge und 0,002 bis 0,003 mm Dicke (v. la Valette St. George). Am vorderen Ende des Kopfes hat schon v. la Valette

St. George ein kleines, der Spitze ansitzendes Knöpfchen beobachtet, das neuerdings von Broman bestätigt worden ist; es entspricht dem an anderen Spermatozoën als „Spiess“, „Spitzenknopf“ oder „Spitzenkörper“ bezeichneten Gebilde (Fig. 84 *d* und *e*). Der Schwanzfaden beginnt mit einem besonderen Mittelstück, das verdickt ist und bei Untersuchung ohne besondere Vorbehandlung als ein Theil des Kopfes erscheint. (Es ist demnach auch in den oben angegebenen Längen-

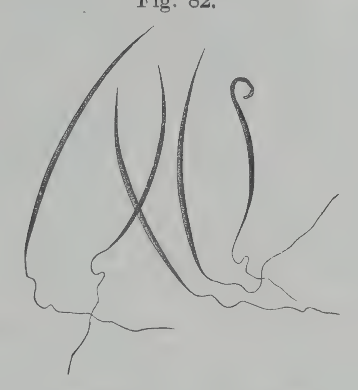
Fig. 81.





Spermatozoën von Rana arvalis. Nach Leydig.

Fig. 82.



Spermatozoën von Rana fusca. Nach Leydig.

maassen des „Kopfes“ mit inbegriffen.) Schon Ankermann 1857 constatirte, dass der vom Kopfe losgerissene Schwanzfaden an seinem oberen Ende ein kleines Knöpfchen trage; dasselbe fand Schweigger-Seidel, der daraufhin jenes untere Ende des Kopfes als besonderes Mittelstück erklärte und es genauer untersuchte. La Valette St. George beschreibt es als eine bei bestimmten Behandlungen an der Basis des Kopfes auftretende Verdichtung. Der neueste Untersucher, Broman, schildert und zeichnet es als aus einem Achsenfaden bestehend, um den herum sich eine Spiralhülle findet. (Der Achsenfaden zeigt in der einen Abbildung Broman's zwei knopfförmige Anschwellungen.) Die Länge des Mittelstückes ist sehr gering. — Den Schwanzfaden (vom Mittelstück an) zeichnet auch Broman durchaus glatt und einfach, er ist 0,040 mm lang (v. la Valette St. George).

Sehr häufig fand v. la Valette St. George bei *Rana esculenta* Riesenspermatozoën, deren Köpfe bis 0,031 mm lang und 0,003 mm dick waren. Ob ihnen eine besondere physiologische Bedeutung zukommt, ist fraglich. Uebrigens finden sich auch Formen, die zwischen beiden Extremen die Mitte halten.

Ganz anders gestaltet sind die Samenfäden von *Rana fusca*. Der Kopf ist hier sehr lang und dünn (0,051 bis 0,060 mm lang und 0,001 mm dick, Pflüger), beginnt vorn mit einer feinen, zuweilen hakenförmig umgebogenen Spitze und geht hinten unmerklich in den sehr langen Schwanzfaden über (v. la Valette St. George). Den Spiess sieht Broman in einem stäbchenförmigen Gebilde, das am vorderen Ende des Kopfes, aber nicht direct endständig, sondern mit Anlagerung an die eine Seite des eigentlichen Kopfendes angebracht ist. Das Mittelstück ist sehr lang, aus dem Achsenfaden (der auch hier vorn, d. h. am Kopfe, zwei knopfförmige Anschwellungen trägt) und einer körnigen Hülle (ohne erkennbare Spiralstructur) bestehend.

Fig. 83.



Spermatozoën von Rana esculenta. Nach Leydig.

Die Samenfäden von *Rana arvalis* (deren feinste Structuren noch nicht dargestellt worden sind) gleichen in ihrem Habitus durchaus denen der *Rana esculenta*, sind dagegen von denen der *Rana fusca* sehr wesentlich verschieden (Leydig, Pflüger und Smith, Born). Ihr Kopf ist also walzenförmig; in den Dimensionen stimmen sie auch mit denen von *Rana esculenta* überein, von denen sie somit kaum zu unterscheiden sind (Pflüger). Nach eingehender Prüfung aller bisher für die Differentialdiagnose von *Rana fusca* und *Rana arvalis* namhaft gemachten Punkte gelangen Pflüger und Smith zu dem Schluss, dass die totale Verschiedenheit der Spermatozoën bei beiden Formen das einzige classische Unterscheidungsmerkmal bildet, das aber allerdings die Verschiedenheit der Species ausser Frage stellt.

Die verschiedene Gestaltung des Kopfes der Spermatozoën äussert sich, wie es scheint (Pflüger, Born), in einer verschiedenen Fähigkeit in Bezug auf das Durchdringen verschieden gebauter Eiergallerthüllen. Die Spermatozoën von *Rana fusca* mit ihrem dünnen spitzen Kopf befruchteten fast alle Eier, auf die sie einwirkten: *Rana arvalis*, *Rana esculenta*, *Bufo communis*, während umgekehrt die dickköpfigen Spermatozoën von *Rana arvalis* und *Rana esculenta* mit stumpfem Kopfende in das Ei der *Rana fusca* nicht einzudringen vermögen (Pflüger). —

Was die sonstigen Eigenschaften des Sperma beim Frosch anlangt, so mögen noch einige Angaben von Ankermann recapitulirt werden. Danach besitzt die dicke gelblich weisse Substanz, ohne wahrnehmbaren Geruch, eine alkalische Reaction; die eigentliche Flüssigkeit ist sehr spärlich vorhanden und besteht nach Frerichs aus einer dünnen Lösung von Schleim mit Chlornatrium und einigen schwefelsauren und phosphorsauren Alkalien. Die Samenfäden be-

stehen im ausgebildeten Zustande aus einer eigenthümlichen Proteïnverbindung mit einer ziemlich ansehnlichen Menge von Fett und phosphorsaurem Kalk, auch freiem Phosphor. (Der Kalkgehalt der Samenfäden lässt den Gedanken aufkommen, dass vielleicht die in ihrer speciellen Bedeutung bisher räthselhaften Kalksäckchen etwas mit der Samenbildung zu thun haben.)

Die Bewegung der Samenfäden erfolgt unter Drehung des ganzen Gebildes um seine Längsachse. Genauer studirt wurde sie von Ankermann und später von Eimer.

2. Spermatogenese.

2. Spermatogenese.

Im Innern der Samencanälchen spielen sich an den dort befindlichen Zellen die Vorgänge der Samenbildung ab. Sie sind bei *Rana esculenta* und *Rana fusca* sachlich die gleichen (v. la Valette St. George), doch besteht ein Unterschied zwischen beiden Arten in der Vertheilung der Vorgänge auf die Jahreszeiten. Während bei *Rana fusca* der cyklische Charakter der Hodenthätigkeit sehr ausgesprochen ist, finden bei *Rana esculenta* alle Phasen des Samenbildungsprocesses zu jeder Jahreszeit, wenn auch in wechselnder Stärke, statt (Nussbaum, Ploetz). Es wird somit in einem bestimmten Monat der Hoden von *Rana fusca* in allen Samencanälchen ziemlich dasselbe Bild darbieten, während sich bei *Rana esculenta* selbst in demselben Samencanälchen verschiedene Stadien der Samenbildung finden.

Die Spermatogenese von *Rana fusca* und *Rana esculenta* wurde ausführlich zuerst 1876 von v. la Valette St. George geschildert, und wie der genannte Forscher selbst auch 1886 noch an dieser Darstellung festhalten zu müssen erklärte, so haben auch die zahlreichen Nachuntersucher die Richtigkeit der Hauptpunkte jener Schilderung nur bestätigen können. Freilich sind durch die ausgebildetere histologische Technik manche Punkte sehr viel specieller erkannt, und namentlich die intracellulären Vorgänge in viel eingehenderer Weise behandelt worden. Indessen hat für die meisten und genauesten Darstellungen der spermatogenetischen Vorgänge bei den Amphibien in den letzten 15 Jahren nicht der Frosch, sondern der Salamander das Untersuchungsobject abgegeben, und wenn auch anzunehmen ist, dass die Dinge sich im grossen Ganzen bei Rana ähnlich verhalten wie bei dieser bestdurchforschten Form, so ist doch eine einfache Uebertragung der dort gefundenen Ergebnisse auf den Frosch natürlich unstatthaft, um so mehr als O. vom Rath ausdrücklich betont, dass die Samenentwickelung bei Rana in speciellen Punkten erheblich von der bei Salamandra abweicht. Die neueren speciell auf Rana bezüglichen Angaben differiren andererseits noch in mancherlei Punkten von einander, manches ist wohl auch noch nicht mit der wünschenswerthen Genauigkeit verfolgt worden. Unter diesen Umständen will die nachfolgende Schilderung nichts weiter als eine skizzenhafte Umrisszeichnung dessen geben, was sich aus den bisher vorliegenden Angaben mit einiger Sicherheit erkennen lässt. Dabei sind zunächst die Befunde bei *Rana fusca* zu Grunde gelegt.

In einem Samencanälchen, das demnächst die spermatogenetische Thätigkeit wieder aufnehmen will (das würde bei *Rana fusca* für alle Canälchen nach der Laichzeit gelten), finden sich, abgesehen von Elementen, die als Zeugen der eben abgelaufenen Brunstperiode frei im Lumen liegen, an der *Membrana propria* zweierlei Arten von Zellen, die Spermatogonien oder Ursamenzellen und die Follikelzellen. Die spärlicher vorhandenen Spermatogonien sind grösser und besitzen einen grossen runden Kern mit deutlichem Kernkörper-

chen, die zahlreicher vertretenen Follikelzellen sind kleiner, mit unregelmässigem granulirtem Kern. (Nach Bertacchini würde ausser diesen beiden, zuerst von v. la Valette St. George unterschiedenen Zellkategorien noch eine dritte Form vorhanden sein: kleine stark abgeplattete Elemente, die zu jeder Zeit an der *Membrana propria* des Samencanälchens zu finden sein, und aus denen sowohl die Spermatogonien wie die Follikelzellen entstehen sollen.) Die Spermatogonien liegen theils in Ketten neben einander (nackte Spermatogonien, dem jüngsten Stadium entsprechend, Nussbaum), theils werden sie einzeln von epithelartig angeordneten platten Follikelzellen umgeben (etwas älteres Stadium). Auch noch ein drittes Stadium ist um diese Zeit schon zu treffen (Nussbaum): Haufen von wenigen (4 bis 6) Zellen, die kleiner als die Spermatogonien, sonst aber diesen ähnlich sind und von einer gemeinsamen Follikelzellhülle umgeben werden. Die Inhaltszellen dieser „Follikel" sind aus der Theilung einer Spermatogonie hervorgegangen.

Die erste Periode der spermatogenetischen Vorgänge ist die Vermehrungsperiode. Durch wiederholte karyokinetische Theilung der Spermatogonien und ihrer Abkömmlinge entsteht eine Anzahl von Zellhaufen, von denen ein jeder aus einer Zelle hervorgegangen ist, und in denen die Zellen selbst eng an einander gelagert sind, während aussen um jeden Haufen die Follikelzellen eine Hülle (Follikelhaut) bilden. v. la Valette St. George nennt diese Haufen: Spermatocysten. Die kernhaltige Follikelhaut umhüllt die Cyste allseitig, also auch gegen die *Membrana propria* und gegen das Canallumen hin. (Nach v. la Valette St. George wird ein jeder Zellhaufen noch von einer besonderen Cystenhaut umschlossen, die innen von der Follikelhaut liegt, und deren Existenz eben die Bezeichnung „Cyste" rechtfertigt. Balbiani, Biondi, Sanfelice und Bertacchini vermochten sie bei *Rana esculenta* und *Rana fusca* nicht zu finden, v. la Valette St. George selbst vermisste sie bei Bombinator. Bei Salamandra fehlt sie nach Swaën und Masquelin ebenfalls. Ihre Existenz ist somit wohl fraglich.)

Die Spermatocysten sind anfangs mehr rundlich gestaltet und sitzen mit breiter Basis auf der *Membrana propria* auf, bei fortschreitender Entwickelung werden sie immer mehr schmal und hoch, mit den freien Kuppen gegen das Canallumen convergirend.

Innerhalb der Zellhaufen oder Spermatocysten gehen nun die einzelnen Inhaltszellen (Abkömmlinge einer Spermatogonie) mehrfach Theilungen und Umwandlungen ein. Dabei sind verschiedene Phasen zu constatiren.

Nachdem in der ersten Periode, der Vermehrungsperiode, die Abkömmlinge der Spermatogonie innerhalb der Cyste erheblich an Kaliber abgenommen haben, tritt eine Ruhe- und zugleich Wachsthumsperiode ein, während der die Zellen zu den sogenannten Spermatocyten I. Ordnung oder Samenmutterzellen heranwachsen. Ihr folgt die Reifungsperiode, in der die Spermatocyten I. Ordnung sich unter besonderen Erscheinungen zwei Mal hinter einander theilen. So entstehen aus jeder Spermatocyte I. Ordnung erst zwei Spermatocyten II. Ordnung (Samentochterzellen) und dann vier Spermatocyten III. Ordnung (Samenenkelzellen). Diese Spermatocyten III. Ordnung werden auch als Spermatiden (Samenzellen, unreife Samenzellen) bezeichnet; eine jede Spermatide wandelt sich zu einem Spermatozoon um (Umwandlungsperiode). So geht also aus jeder Spermatocyste eine ganze Anzahl von Spermatozoën hervor.

Bei dieser Umwandlung strecken sich die Spermatidenkerne und werden

zu länglichen Gebilden, den Köpfen der Spermatozoën, die nun eine ganz besondere Richtung und Anordnung einnehmen. Sie stellen sich mit ihrer Längsachse radiär zu dem Canalquerschnitt, so dass ihr Vorderende gegen die Canalwand, ihr Hinterende gegen das Canallumen gerichtet ist. Vom Hinterende des Kopfes geht der auf Kosten extranucleär gelegener Zelltheile entstehende Schwanzfaden des Spermatozoon aus. Die sämmtlichen aus einer Cyste hervorgehenden Spermatozoën bleiben zunächst zu einem Bündel oder Büschel vereinigt und kehren ihre dicht an einander gepressten Köpfe peripheriewärts, die Schwänze centralwärts. Sie liegen „eingebettet in eine durchsichtige gallertige Masse, welche als Rest unverbrauchten Protoplasmas zurückgeblieben zu sein scheint“ (v. la Valette St. George). Zugleich treten sie in engere Beziehungen zu den Follikelzellen.

An der von den Follikelzellen gebildeten Umhüllung der Zellhaufen tritt während der Umwandlungsperiode, nach Bertacchini, eine Veränderung ein. Die Kerne dieser Zellen begeben sich an die Canalwand, also an die Basis der Cyste. Die Masse der Spermatozoën aber, die aus einer Cyste hervorgegangen sind (oder schon die der Spermatiden?), theilt sich in einzelne Gruppen, von denen eine jede sich an eine basal gelagerte Follikelzelle anlegt. So entstehen (auf dem Wege einer „Copulation“, Benda) die Gebilde, die Grünhagen als Samenständer bezeichnet hat, und an denen zu unterscheiden sind: eine wandständige Follikelzelle („Tragezelle“ Grünhagen's), dann, nach dem Kern derselben gerichtet und mit ihm durch das Zellprotoplasma verbunden, das Bündel Spermatozoënköpfe, deren zugehörige Schwänze gegen das Canallumen ragen. (Solche Samenständer sind die in Fig. 80 in den Canälen befindlichen Gebilde.) Das Schwanzbündel muss, dem geschilderten Entwickelungsgang zufolge, zunächst natürlich noch von einer protoplasmatischen Hülle (aus der sich die Kerne basalwärts zurückgezogen haben) umgeben sein, und eine solche Follikelhülle ist in der That vorhanden. Sie enthält als auffallende Gebilde eine grössere Anzahl rundlicher, stark färbbarer Granula. Solche kommen auch in der Umgebung des Kopfbündels und der basal gelagerten Follikelzellen vor. (Nach Bertacchini sind sie von dreierlei Herkunft: 1. in der Entwickelung gehemmte Spermatozoën, 2. wieder degenerirte reife Spermatozoën, 3. chromatische Kerntheile, die von Spermatogonien ausgestossen wurden.)

Die Ausbildung der Samenständer ist die letzte Phase der Umbildungen innerhalb der spermatogenetischen Vorgänge. An sie schliesst sich die Loslösung der Spermatozoënbüschel. Die Follikelhülle öffnet sich gegen das Canallumen hin, die protoplasmatische Verbindungsmasse zwischen dem Kopfbündel und dem Follikelkern zieht sich stielförmig aus und erfährt schliesslich eine Continuitätstrennung. So wird das ganze Spermatozoënbündel frei. Die ihres Inhaltes entleerte Hülle unterliegt später, nach Nussbaum, einer Verfettung und wird dann auch ausgestossen.

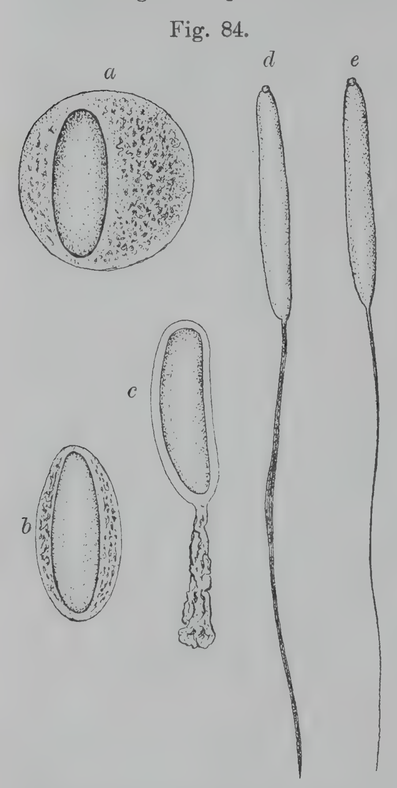
Diese Darstellung der Hauptetappen der spermatogenetischen Vorgänge in den Samencanälchen mag nun noch in einigen Punkten eine Ergänzung erfahren.

Betreffs der Entstehung eines Zellhaufens aus einer Spermatogonie und der mannigfachen Vorgänge, die sich an den verschiedenen Zellgenerationen abspielen, liegt eine zusammenhängende und anerkannte neuere Darstellung für Rana nicht vor, und so ist es wohl das Gerechtfertigtste, diese Fragen an dieser Stelle ganz zu übergehen. (Bezüglich der sehr gründlich durchstudirten Vorgänge bei Salamandra vergleiche die im Literaturverzeichniss an-

geführten Arbeiten von Flemming, Hermann, Benda, Meves. Für Rana macht Bertacchini eine Anzahl Angaben, die der Prüfung bedürfen. Einige Punkte, betreffend die Vorgänge bei den beiden letzten Theilungen, den Reifetheilungen, die sich bei allen bisher untersuchten Formen unter besonderen Erscheinungen abspielen, schildert auch vom Rath.)

Etwas näher mag auf die Histiogenese des Spermatozoon, d. h. die Umwandlung der Spermatide in ein Spermatozoon, eingegangen sein. Dieser Vorgang wurde von v. la Valette St. George in der Weise dargestellt, wie es die nach dem genannten Autor copirten Fig. 84 und 85 illustriren. Danach würde aus dem Kern der Spermatide der Kopf, und aus dem Protoplasma der Schwanzfaden des Spermatozoon hervorgehen. Ein Vergleich der beiden Formenreihen zeigt dabei die interessante Thatsache, dass das Spermatozoon von *Rana fusca* einen Zustand durchläuft, der dem Dauerzustand des Spermatozoon von *Rana esculenta* sehr ähnlich ist (Fig. 84 und 85). Nussbaum knüpft daran die Bemerkung, dass auch in diesem Merkmal, wie auch in anderen (Verhalten der samenableitenden Wege in der Niere) sich *Rana esculenta* als die primitivere, *Rana fusca* aber als die weiter entwickelte Species charakterisire. Auch die Umwandlungsformen der Riesenspermatozoën von *Rana esculenta* hat v. la Valette St. George gesehen und bildlich dargestellt.

Fig. 84.

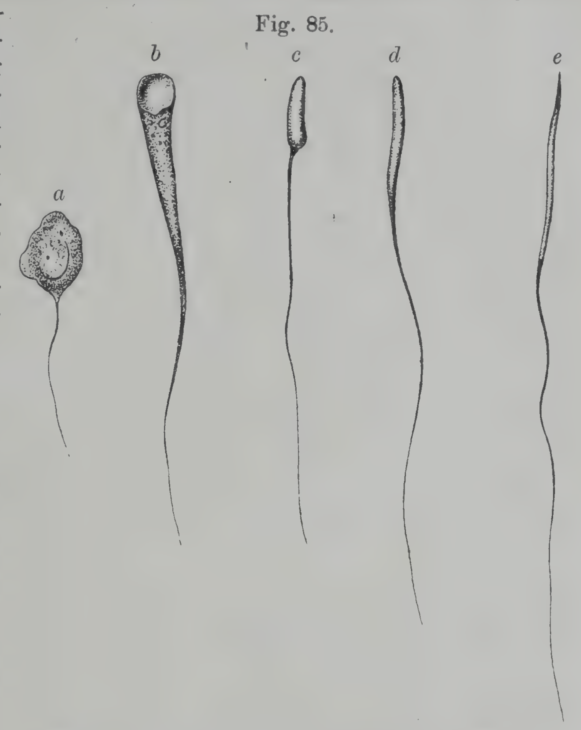


Umbildung der Spermatide (*a*) zum Spermatozoon (*e*) bei Rana esculenta. Nach v. la Valette St. George.

Die ausgebildetere Technik hat neuerdings auch die Vorgänge bei der Histiogenese des Spermatozoon sehr viel genauer erkennen lassen, als das seiner Zeit v. la Valette St. George möglich war. Doch sind die Hauptpunkte hierüber für *Salamandra maculosa* festgestellt worden (Hermann, Meves), und nur kurze allgemeine Bestätigungen des principiell gleichen Entwickelungsganges liegen bisher für Rana vor (Benda, Broman, des Letzteren Arbeit ist mir leider nicht in allen Punkten verständlich). Danach stellt der reife Samenfaden eine vollständige umgewandelte Spermatide dar: der Kopf geht aus dem Kern, der Axentheil des Mittelstückes aus dem Centralkörper (der sich in den letzten Phasen der vorhergehenden Spermatocytentheilungen verdoppelte), der Schwanzfaden aus dem Cytoplasma hervor, während zu dem Spiess oder Spitzenknopf ein ursprünglich im Zellleib der Spermatide gelegener Körper wird, dem Meves die besondere Bezeichnung Idiozom giebt, während Andere in ihm die Attractionssphäre sehen. Jedenfalls betheiligen sich danach Zell- und Kernbestandtheile an der Herstellung des fertigen Spermatozoon.

Die Follikelzellen. Die Auffassung von v. la Valette St. George, dass die Follikelzellen an der Bildung der Samenfäden direct nicht betheiligt sind, wird von den meisten Untersuchern (mit wenigen Ausnahmen) zur Zeit angenommen, und kann als zu Recht bestehend gelten. Häufig gebrauchte Synonyma sind „Stützzellen“, „Fusszellen“ oder, in Uebertragung einer ursprünglich für die Säugethiere gültigen Bezeichnung: „Sertoli'sche Zellen“. Benda bezeichnet sie neuerdings als vegetative Zellen, gegenüber den Spermatogonien, die die germinativen Zellen repräsentiren. Eine Beziehung zur Spermatogenese erlangen sie durch die oben beschriebene Vereinigung mit den Bündeln der Samenzellen. (Wann dieser Vorgang eintritt, ist noch nicht ganz klar.) Die Bedeutung dieser „Copulation“ wird darin gesehen, dass dadurch einerseits ein richtender, ordnender Einfluss auf die Spermatiden und die aus ihnen hervorgehenden Spermatozoën ausgeübt, andererseits den letzteren Ernährungsmaterial zugeführt wird. Daher nennt Peter die Follikelzellen geradezu Nährzellen.

Fig. 85.



Umbildung der Spermatide zum Spermatozoon bei Rana fusca. Nach v. la Valette St. George.

An dieser Stelle mag auch noch eine kürzlich erschienene Arbeit von Friedmann erwähnt werden, in der dargelegt wird, dass während der Entwickelung der Spermatogonien und ihrer Abkömmlinge sich intratubulär, zwischen den Spermatogonien und den Cysten, Fettkörnchen (resp. Körnchen von Osmiumsäure reducirender Substanz) in wechselnder Menge finden. Das erste nachweisbare Fett tritt im Tubulus selbst auf; erst wenn der erste Vorrath aufgebraucht ist, erfolgt neue Zufuhr von der extracanaliculär gelegenen interstitiellen Substanz aus. Die völlig reifen Spermatozoën bedürfen einer Ernährung durch Osmiumsäure reducirende Substanzen nicht mehr. — Die Anwesenheit von Fett innerhalb der Hodencanälchen ist auch für andere Wirbelthiere durch zahlreiche Beobachtungen sichergestellt; der Friedmann'schen Auffassung gegenüber, nach der das Fett zwischen den Zellen gewissermaassen in den intercellulären Interstitien liegen soll, wird von anderer Seite betont, dass es Follikelzellen und ihre Ausläufer sind, die das Fett beherbergen. (cf. Benda 1888.)

Bezüglich der morphologischen Charaktere der Follikelzellen sei noch

bemerkt, dass die einzelnen Zellen sich nur undeutlich gegen einander abgrenzen, so dass auch geradezu von einem protoplasmatischen Netzwerk gesprochen wird, dem die Kerne eingelagert sind. Einige genauere Angaben über den Zustand dieses Protoplasmanetzes zu verschiedenen Zeiten macht Bertacchini.

Regenerationsprocesse in den Samencanälchen.

Auch bei *Rana fusca* gehen während des Sommers nicht alle Spermatogonien die geschilderten Umwandlungen in Zellhaufen, Spermatiden, Spermatozoën ein, sondern ein Theil von ihnen bleibt an der Wand zwischen den sich entwickelnden Cysten liegen, und zwar in Form von Spermatogonienketten (Nussbaum), deren einzelne Elemente nicht von Follikelzellen umgeben sind. Nussbaum findet diese nackten Spermatogonien bei *Rana fusca* das ganze Jahr hindurch und vertritt die Auffassung, dass diese Zellen Abkömmlinge der embryonal entstandenen Spermatogonien sind und sich immer nur aus sich selbst durch Theilung wieder regeneriren. Indem einzelne der anfangs nackten Spermatogonien von Follikelzellen umwachsen werden, ist der erste Anstoss zur Weiterentwickelung gegeben: durch Theilung der Spermatogonie innerhalb der Follikelhülle entsteht der Zellhaufen u. s. w. Danach wären Spermatogonien und Follikelzellen durchaus specifische Elemente, die sich nur aus sich selbst regeneriren (ebenso Benda). Dieser Auffassung gegenüber vertritt Bertacchini die Vorstellung, dass eine Regeneration der Spermatogonien ebenso wie der Follikelzellen durch Umwandlung indifferenter Elemente stattfinde, die zu jeder Jahreszeit als abgeplattete kleine Elemente an der *Membrana propria* liegen sollen.

Nach Friedmann werden bei *Rana esculenta*, namentlich in der Zeit vom Juni bis October, ganze junge Hodentubuli neu gebildet. Die jungen Tubuli enthalten gewöhnlich eine sehr reichliche Fettmenge.

Degenerationsprocesse in den Samencanälchen.

Auch Degenerationsprocesse in den Samencanälchen sind beschrieben worden. So gehen nach Bertacchini bei *Rana fusca* zu der Zeit, wo die reifen Spermatozoën ausgestossen werden, eine Anzahl Spermatogonien und Follikelzellen unter Degenerationserscheinungen zu Grunde. Ferner hat Friedmann bei *Rana fusca* wie bei *Rana esculenta* sehr häufig innerhalb der Cysten Zellen angetroffen, deren Kerne eine eigenthümliche chromatolytische Veränderung erlitten hatten, und die er als verkümmerte, in ihrer Weiterentwickelung gestörte Keimzellen ansieht. Die Degenerationsproducte („Zwischenkörperchen") sollen von den Spermatogonien aufgenommen werden.

Zeitlicher Ablauf der Hodenthätigkeit.

Wie schon angedeutet, verhalten sich *Rana fusca* und *Rana esculenta* sehr verschieden bezüglich der Vertheilung der spermatogenetischen Vorgänge auf die Zeiten des Jahres. Den ausgesprochen cyklischen Charakter der Hodenthätigkeit bei *Rana fusca* hat Nussbaum zuerst sehr genau verfolgt; derselbe Autor hat auch bereits festgestellt, dass *Rana esculenta* einen derartigen Cyklus nicht zeige. Neuerdings wurde derselbe Gegenstand für beide Rana-Species von A. Ploetz genau verfolgt.

a) *Rana fusca.* Der cyklische Ablauf der Hodenthätigkeit zeigt sich zunächst in einem von der Jahreszeit abhängigen Schwanken der Hodengrösse

Am geringsten ist (bei *Rana fusca* in Zürich) das Hodenvolumen im Mai, am grössten im August. Vom Mai an, nach Ausscheidung aller Spermatozoën, steigt es bis zum August, wo es das Maximum erreicht, sinkt dann bis zum October wieder nicht unbeträchtlich ab und hält sich auf einer mittleren Höhe bis zum März. Von Mitte März bis Mitte April erfolgt das Ausstossen der Spermatozoën, und damit die Verkleinerung des Hodens bis zu dem Minimum im Mai (S. 304).

Dieser Curve entsprechen nach Nussbaum und Ploetz folgende Vorgänge im Innern.

Gegen das Ende der Laichperiode finden sich in den Samencanälchen als Zeugen der abgelaufenen Brunst: abgestossene Spermatozoënballen und auch abgelöste oder in Ablösung begriffene „Tragezellen“ (Ploetz), ferner, für die weitere Thätigkeit bestimmt, wandständige Elemente: Spermatogonienketten, Spermatogonien in Follikelhaut und vereinzelt schon erste Anfänge der Cystenbildung (Nussbaum). Hoden klein. Die völlige Entleerung der Canallumina von Spermatozoën nimmt einige Zeit in Anspruch, so dass sich auch im Mai noch Spermatozoën in den Canälen finden. Einige Zeit nach der Laichperiode (Juni) beginnt die Spermatogenese lebhafter in Gang zu kommen und dauert bis zum October. Cystenbildung, Umwandlung der Cystenzellen, im August Bildung der Spermatiden und Umbildung derselben zu Spermatozoën. Anschwellung der Hoden infolge der Vergrösserung der Cysten. Wandständig Spermatogonienketten. Im September Abschwellen des Hodens, da die Ausbildung der „Samenständer“ vollendet ist. Hand in Hand mit den spermatogenetischen Vorgängen geht eine Vermehrung der interstitiellen Substanz.

October. Die Bildung der für die nächste Brunst bestimmten Samenfäden ist definitiv abgeschlossen. Die Cysten sind sämmtlich in Samenständer umgewandelt; in einigen Canälchen findet nach Ploetz sogar schon eine Abstossung von Spermatozoënbündeln statt. Spermatogonienketten besonders zahlreich (Nussbaum).

Im November, December, Januar und Februar verändert sich das Bild nicht wesentlich. Die Canallumina werden etwas enger, so dass die Samenständer näher an einander rücken; die Spermatogonien und die sie umgebenden Follikelzellen vermehren sich: Nussbaum constatirt dabei, dass die Zahl der in Ketten zusammenliegenden Spermatogonien abnimmt, und statt dessen die meisten Spermatogonien von Follikelzellen umgeben werden. Weiter gelangt jedoch die Ausbildung dieser Generation nicht, es kommt also im Winter noch nicht zur Ausbildung von vielzelligen Spermatocysten. Dies geschieht erst nach der Brunst. Abstossung einzelner Samenbündel ist in allen diesen Monaten, besonders aber im November, zu constatiren, und zwar hier in beträchtlicherem Umfang als im October, doch gegenüber der Abstossung im April in so geringem Grade, dass man von einer zweiten Brunstperiode nicht sprechen kann (Ploetz).

Zur Brunstzeit erfolgt dann die Ausstossung der Spermatozoënbündel in vollem Umfange. Wandständig nackte Spermatogonien, zahlreiche Spermatogonien in Follikelhülle, vereinzelt Follikel mit vier bis sechs Zellen.

b) *Rana esculenta.* Bei *Rana esculenta* greifen die einzelnen Vorgänge mehr in einander, und in den einzelnen Canälchen finden sich in jedem Monat alle Samenbildungsstadien, wenn auch in verschiedenem Zahlenverhältniss. Das Hodenvolumen ist durchschnittlich etwa viermal kleiner, als das von *Rana fusca* und zeigt keine sehr von einander verschiedenen Maxima und Minima. Auch hier fällt das Maximum in den August. Im Juli, d. h. einige Zeit nach der Brunst, sind die Spermatozoën zum grössten Theil ausgestossen, die jüngeren

Stadien der Samenbildung prävaliren. Dagegen sind im August und September die späteren Stadien häufiger, die jüngeren seltener. In den Wintermonaten bis kurz vor der Paarung nehmen fertige Samenständer den grössten Raum ein, auch abgestossene Spermaballen liegen, besonders im November, in den Canälen. Daneben finden sich aber auch jüngere Stadien, so dass also die Samenbildung für die nächste Brunst zu Beginn des Winterschlafes noch nicht abgeschlossen ist. Das Verhalten der interstitiellen Substanz ist innerhalb des Hodens local verschieden (S. 307).

2. Die Müller'schen Gänge.

2. Die Müller'schen Gänge.

Der Müller'sche Gang des Froschmännchens stellt einen verschieden ausgebildeten, unter normalen Verhältnissen aber stets sehr feinen fadenartigen Gang dar, der an der dorsalen Leibeshöhlenwand gelagert ist. Sein caudales Ende scheint an dem *Ductus deferens* dicht hinter der Niere (in der Gegend der Samenblase resp. der spindelförmigen Erweiterung) zu liegen; Fr. Meyer giebt jedoch (für *Rana fusca*) an, dass er von hier aus als sehr feiner Canal auf der Ventralfläche des *Ductus deferens* weiter caudalwärts verfolgt werden könne und schliesslich mit dem *Ductus deferens* in die Cloake münde. Von der Gegend der Samenblase aus zieht der Faden in kurzer Entfernung vom lateralen Nierenrande über die *Membrana subvertebralis* hin cranialwärts, tritt dann von dieser Membran aus auf die *Pars vertebralis* des *M. transversus abdominis*, läuft hier weiter nach vorn, umzieht die Lungenwurzel von vorn her und endet, ventralwärts umbiegend, zugespitzt neben dem Pericardium. Der Canal ist in seinem ganzen Verlaufe gestreckt, ohne deutlich erkennbare Windungen. Dass die einzelnen Individuen ihn sehr verschieden ausgebildet zeigen, hat schon Leydig (1853) hervorgehoben. Er ist manchmal leicht, manchmal schwer zu sehen; bald einfach, bald mit zwei bis drei Anschwellungen versehen. Häufig hat er nach Leydig bei *Rana fusca* in einiger Entfernung von seinem spitzen Ende eine ovale Anschwellung; und es können an dem Gang der einen Seite Anschwellungen vorhanden sein, an dem der anderen aber fehlen.

Bei mikroskopischer Untersuchung constatirte Leydig (für *Rana fusca*), dass der Faden in der That ein Canal mit deutlichem Lumen ist, und aus einer hellen homogenen Membran und einem deutlichen Epithel besteht. Das Lumen und die Injectionsmöglichkeit des Canales beschrieben Lereboullet und Fr. Meyer. Häufig bildet er jedoch einen soliden Zellstrang (Spengel). Die Anschwellungen entsprechen Windungen des Canales, mit Ausnahme der oben besonders erwähnten ovalen Anschwellung nahe dem vorderen spitzen Canalende. Diese ist in der That eine Erweiterung mit flimmerndem Cylinderepithel. Das vordere Endstück enthält wieder das gleiche Epithel wie die Hauptstrecke des Canales (Leydig).

Als vordere Endigung nimmt Leydig eine freie Oeffnung in die Leibeshöhle an, und Spengel bestätigt, ein trichterförmiges *Ostium abdominale* meistens gefunden zu haben. Neue Untersuchungen erfordert das Verhalten am caudalen Ende, sowie die Frage, ob der Canal in der That immer vorhanden ist, oder ob er bei alten Thieren nicht auch gänzlich reducirt sein kann.

Den Müller'schen Gang des männlichen Frosches hat schon Rathke (1825) gesehen und bei jungen Thieren ganz correct von dem Harnleiter getrennt. Die Anschauungen Rathke's über die weiteren Umbildungen des Ganges sind allerdings irrig, ebenso wie die Auffassung, dass der Gang einen vom Harnleiter zu unterscheidenden Samenleiter darstelle. — Joh. Müller schliesst sich in den Hauptsachen an Rathke an. Demnächst beschrieb und zeichnete Burow (1832) den Gang sehr exact und gab auch an, dass sein vorderes Ende trichterförmig erweitert sei. Lereboullet, v. Wittich und vor allen Leydig haben dann seine Kenntniss weiter gefördert und seine Existenz, die von Bidder bestritten wurde, sichergestellt. Sehr eingehend in seiner Bedeutung behandelt wurde er von Spengel.

3. Weibliche Geschlechtsorgane (*Organa genitalia muliebria*).

3. Weibliche Geschlechtsorgane.

1. Der Eierstock (Ovarium).

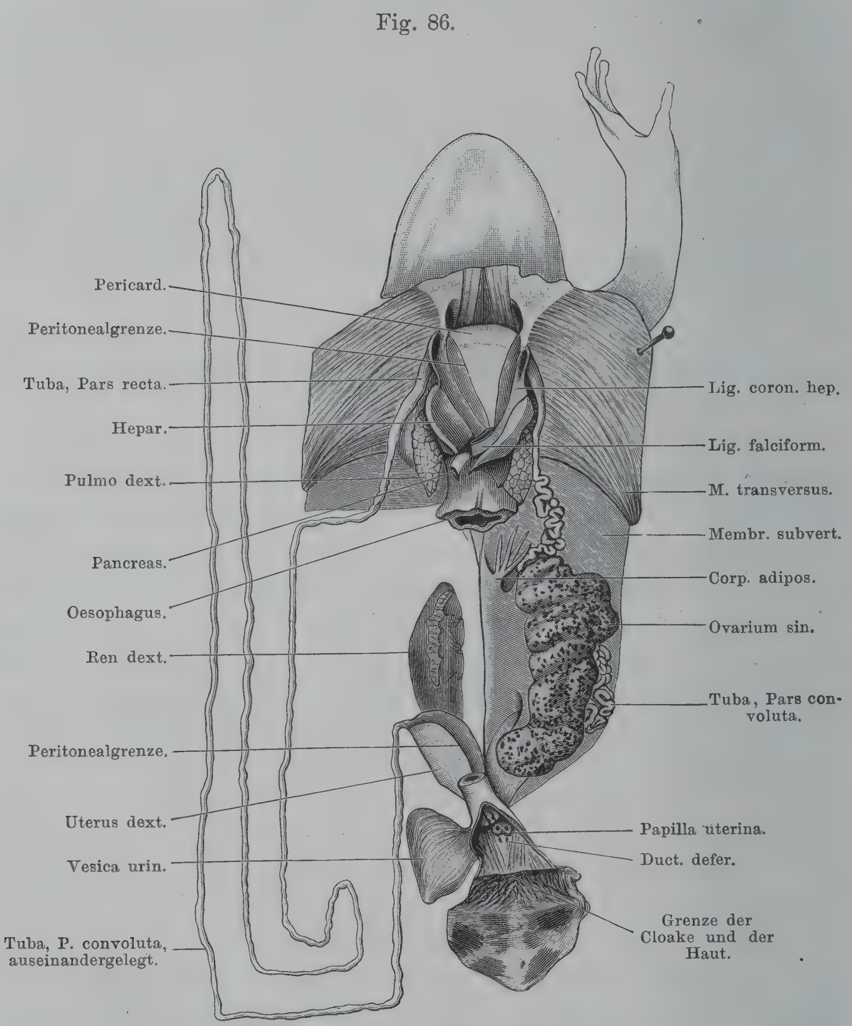
1. Der Eierstock.

Der Eierstock des Frosches ist ein Sack von beträchtlichen Dimensionen, der schon äusserlich ein gelapptes Aussehen besitzt, und dessen Wände das eierproducirende Gewebe, also auch die verschiedenen Entwickelungsstufen der Eier selbst enthalten. Sein Hohlraum wird durch eine Anzahl von Scheidewänden in einzelne Abtheilungen zerlegt, die dadurch, dass die dorsale und die ventrale Wand sich an einander legen, auf enge eine Flüssigkeit enthaltende Spalträume reducirt werden. Entsprechend der Dünne der Wandung ist die Form des Eierstockes keine ganz constante und unveränderliche. Doch kann man ihn etwa als bohnenförmig bezeichnen und eine dorsale und eine ventrale Fläche, einen vorderen und einen hinteren Pol, einen convexen lateralen und einen mehr gerade verlaufenden medialen Rand unterscheiden.

Wie der Hoden, so liegt auch der Eierstock zur Seite der Mittellinie dicht neben der *Radix mesenterii* ventral von der Niere an der dorsalen Leibeshöhlenwand. Er ist hier an einem Mesovarium befestigt, das sich ebenso verhält wie das Mesorchium, aber, wegen der bedeutenderen Grösse des Eierstockes gegenüber dem Hoden, auch eine beträchtlichere Ausdehnung besitzt. Es beginnt etwa in der Mitte der Länge der Niere, ventral vom medialen Rande derselben, und zieht sich neben der *Radix mesenterii* nach vorn, noch über das vordere Ende der Niere hinaus (Fig. 86). Hier setzt es

sich, direct oder mit Unterbrechung, in das Befestigungsgebiet des Fettkörpers an der *Membrana subvertebralis* fort. Im Gegensatz zu dem Verhalten beim männlichen Geschlecht sitzt der Fettkörper beim Weibchen dem Ovarium nicht breit an, sondern berührt es nur in

Fig. 86.



Weibliche Genitalien von Rana esculenta, nach der Brunst (Ovarium klein, Oviduct eng). Linkerseits in der Hauptsache in situ; rechterseits ist das Ovarium entfernt, und der Oviduct der Länge nach ausgebreitet. Darm zum grössten Theile entfernt. Cloake von der Ventralseite geöffnet. Leber zum grössten Theile abgetragen.

einem beschränkten Gebiete oder ist sogar von ihm getrennt (Fig. 86). Die Befestigungslinie des Mesovariums am Ovarium selbst begrenzt einen schmalen Streifen, der nicht die ganze Länge des medialen

Randes einnimmt, sondern den vorderen und den hinteren Pol frei hervorragen lässt (Fig. 86). Dieser Streifen ist das Hilusgebiet des Ovariums, in dem die Gefässe und Nerven ein- und austreten. Der übrige, bei Weitem grösste Theil des Ovariums ist vom Peritonealepithel überzogen.

Die Höhle des Ovariums ist, wie bemerkt, nicht einheitlich, sondern wird durch quere Scheidewände in eine Anzahl (6 bis 7) Kammern oder Fächer getheilt, die vollkommen in sich geschlossen und gegen einander abgetrennt sind. Entsprechend den Grenzen zwischen diesen Fächern schneiden vom lateralen Umfang des Eierstockes eine Anzahl Furchen mehr oder minder tief ein. Die Scheidewände, die somit nur die medialen Hälften der Fächer von einander trennen, sind nur von sehr geringer Höhe in dorso-ventraler Richtung.

Das Ovarium besteht somit gewissermaassen aus einer Anzahl kleiner Ovarien, aus mehreren geschlossenen flachen Taschen, deren periphere Hälften allseitig frei sind, während die medialen Hälften mit ihren schmalen Kanten unter einander verwachsen sind. Die Form der Einzeltasche (d. h. ihrer dorsalen und ventralen Fläche) ist dreieckig; breitet man das Ovarium möglichst vollständig aus, so zeigt sich, dass die Taschen fächerförmig in einer Ebene angeordnet sind, derart, dass die Spitzen medialwärts convergiren, während die breiteren Basen die freie Peripherie des Eierstockes bilden. Das von den Spitzen eingenommene Gebiet stellt den *Hilus ovarii* dar, der von der Ansatzlinie des Mesovariums umzogen wird; das vorderste und das hinterste Ovarialsegment bilden mit ihren Basen den vorderen und den hinteren Pol des Eierstockes, mit ihren medialen Rändern die Strecken des medialen Randes, die über den Hilus frei hinausragen. Der fächerförmigen Anordnung der dreieckigen Segmente entsprechend ist der laterale convexe Rand des Eierstockes viel ausgedehnter als das Hilusgebiet am medialen geraden Rande.

Bei der gewöhnlichen Lagerung des Eierstockes im Körper ist diese Anordnung natürlich nicht ohne Weiteres erkennbar, da der Gesammtsack in zahlreiche halskrausenförmige Falten gelegt ist. Diese Faltungen können auch Segmente vortäuschen, und auf ihnen beruhen die verschiedenen Angaben über die Zahl der einzelnen Ovarialtaschen. Rathke zählte „bei erwachsenen Kröten und Fröschen“ 9 bis 13, Brandt fand bei einem Weibchen von *Rana fusca* 9 Taschen, Spengel giebt für Rana circa 15 an. Lebrun konnte an ausgebreiteten Ovarien nie mehr als 6 bis 7 feststellen und weist auf die erwähnten Faltungen als Ursachen von Irrthümern hin. Ich muss mich meinerseits dieser Auffassung anschliessen. —

Der Aufbau des Froschovariums aus einzelnen hohlen Säcken oder Taschen

wird besonders deutlich, wenn man die einzelnen Säcke aufbläst. Dies hat schon Swammerdam gethan und dabei eben constatirt, dass weder zwischen den einzelnen Kammern, noch zwischen den Kammern und der Peritonealhöhle irgend eine Communication jemals besteht. Auch die Form der einzelnen Säcke wird durch Aufblasen deutlicher, allerdings auch etwas verändert: kegel- oder birnförmig, während für gewöhnlich die Wände collabirt sind, und die dorsale Wand der ventralen eng anliegt.

Die Wände der Ovarialtaschen, soweit sie in die Peritonealhöhle blicken (d. h. die ganze äussere Begrenzungswand des Gesammtsackes) bestehen aus dem eigentlichen Eierstocksgewebe und enthalten somit die Eier verschiedener Entwickelungsstadien. Da die Eier schon in sehr jungem Zustande erheblich dicker sind als die sehr dünne Wandung des Sackes, in der sie liegen, so müssen sie sich aus der Wandung herausdrängen. Sie thun es gegen die Höhle der Taschen hin. Die in die Peritonealhöhle blickende Oberfläche des Eierstockes ist daher im Wesentlichen glatt und lässt die grossen und die kleinen Eier durchschimmern, wohingegen die Innenfläche ein traubiges Aussehen darbietet, da hier die Eier sich vorwölben und bei einiger Grösse geradezu in die Höhle hineinhängen. Doch fallen zur Zeit der Brunst die Eier nicht etwa in die Ovarialhöhle hinein, sondern brechen im Gegentheil, ein jedes für sich, durch die äussere Oberfläche direct in die Bauchhöhle durch.

Auch diese letztere Thatsache scheint Swammerdam schon bekannt gewesen zu sein. Jedenfalls wusste er, dass von irgend welchen Communicationen der Ovarialkammern mit der Leibeshöhle keine Rede sei. Eine ganz andere Auffassung wurde durch Rathke (1825) vertreten. Rathke glaubte an der Spitze einer jeden Kammer eine kleine Oeffnung zu sehen, und war der Ansicht, dass die reifen Eier in die Kammern hineinfielen, aus denen sie durch eben diese Oeffnungen herausgelangen könnten. Die Oeffnungen sollen jedoch nur im Frühjahr deutlich sein, entweder weil sie dann erst durch Einreissen entständen oder weil sie im Sommer zu sehr zusammengezogen seien. Die Rathke'sche Vorstellung findet sich bei Stannius in der I. Auflage seines Lehrbuches. (1846; in der II. bereits nicht mehr; hier erklärt Stannius, dass die Eier direct in die Bauchhöhle fallen.) Lereboullet (1856) vermochte zwar die fraglichen Oeffnungen nicht zu finden, wiederholt aber trotzdem Rathke's Angaben. Sehr entschieden äussert sich v. Wittich (1853) gegen Rathke's Auffassung, und auch Newport hatte eine durchaus richtige Kenntniss von dem wirklichen Ablauf der Dinge. Speciell behandelt wurde die Frage durch Al. Brandt (1877), der nicht nur aufs Neue durch verschiedene Methoden die Abwesenheit von Oeffnungen der Ovarialtaschen sicherstellte, sondern auch die einzelnen besonderen Austrittsöffnungen für eine ganze Anzahl Eier an der Peritonealfläche des Eierstockes nachweisen konnte. Seitdem ist diese Thatsache nicht wieder angezweifelt, wohl aber vielfach bestätigt und auf verschiedene Weise (Injectionen nach der Ovulation, Nachweis der einzelnen peritonealen Oeffnungen) demonstrirt worden (Balbiani, Lebrun, Nussbaum, Giacomini).

Grösse und Aussehen des Ovariums unterliegen je nach der Jahreszeit Schwankungen. Am kleinsten und unscheinbarsten ist der Eierstock nach der Ablaichung; er ist dann eine stark gefaltete Doppelmembran, die fast nur helle kleine Eier hindurchschimmern lässt. Dahingegen tritt im Sommer wieder eine Vergrösserung ein, und im Herbst und im Winter besitzen die Eierstöcke ein so bedeutendes Volumen, dass sie einen grossen Theil der Leibeshöhle einnehmen, und die anderen Organe vielfache Verlagerungen erfahren. Der Eierstock hat dann eine schwarze Farbe von den grossen pigmentreichen schwarzen Eiern, die deutlich durch die Oberfläche der Wand hindurchschimmern, die Lappung ist durch tief einschneidende Furchen deutlich ausgesprochen, die einzelnen Segmente sind dicke, umfangreiche Gebilde. Bei genauerem Zusehen erkennt man an vielen der grossen Eier den hellen weissen Pol (wenn dieser gerade nach der Oberfläche zu gekehrt ist), und zwischen den grossen Eiern kleine, helle, wie Körner aussehend, oft in Gruppen zusammenliegend.

Die Arterien des Eierstockes sind 7 bis 8 *Aa. ovaricae*, die aus den *Aa. urogenitales* hervorgehen und im Mesovarium zum *Hilus ovarii* verlaufen. Hier treten sie in die Scheidewände zwischen den einzelnen Ovarialkammern ein, verlaufen in ihnen und verzweigen sich in der dorsalen und der ventralen Wand, hier Netze bildend. Langer unterscheidet ein gröberes Netz, das von den vorcapillaren Gefässen gebildet wird, und ein in den Maschen desselben angeordnetes kleineres (capilläres). Ihr Verhalten zu den Eiern resp. Follikeln wird noch geschildert werden.

An den Arterien des Ovariums finden sich eigenthümliche Scheiden von glatten Muskelzellen. Nachdem Pflüger ihre Existenz aus peristaltischen Bewegungen am Ovarium erschlossen hatte, wurden sie (1859) von Aeby gefunden. Sie entspringen von beiden Seiten der Wirbelsäule, wo sie die Aorta umgreifen, legen sich an die Ovarialarterien in Form dicker Scheiden an und begleiten sie auf diese Weise bis zu ihren feinsten Verzweigungen (Aeby).

Die Venen des Eierstockes (*Vv. ovaricae*) münden entweder in die *Vv. renales revehentes* oder direct in die *V. cava posterior.*

Die Lymphgefässe gehen in den *Sinus subvertebralis*, in den der *Hilus ovarii* blickt.

Nerven verlaufen mit den Arterien.

Feinerer Bau des Ovariums.

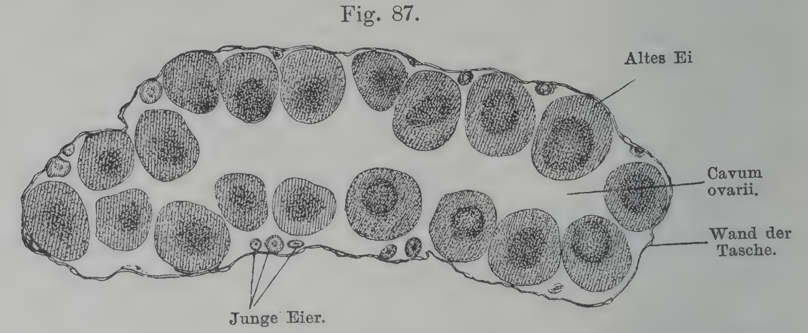
Feinerer Bau des Ovariums.

Die Aussenwand des ganzen Ovarialsackes lässt als Schichten unterscheiden: 1. das Peritonealepithel, 2. das *Stratum medium* (*Stratum oophorum*), 3. das Innenepithel. — Die sehr niedrigen Innenwände bestehen hauptsächlich aus den Gefässen mit spärlichem Bindegewebe und einem Belag von Innenepithel auf beiden Seiten. Das Innenepithel schliesst auch die einzelnen Fächer medialwärts ab.

1. Das Peritonealepithel.

Das Peritonealepithel überzieht den ganzen Eierstock; seine Zellen sind platt, gross, polygonal, wie an den anderen Stellen der Leibeshöhle. Das inselförmig in der Peritonealhöhle des weiblichen Frosches vorkommende Flimmerepithel dringt nur bis an den Rand des Ovariums vor, findet sich auf diesem selbst aber nicht (Waldeyer). Die Continuirlichkeit des Peritonealepithels

Fig. 87.



Schnitt durch die freie Kuppe einer Ovarialtasche. Schwach vergrössert, in den Einzelheiten schematisch.

auf dem Ovarium wird von Brandt und Nussbaum vertreten, im Gegensatz zu Waldeyer, der mitunter Inseln eines scheinbaren Plattenepithels (Follikel- und Eizellen), von Peritonealepithel unbedeckt, an die Oberfläche treten sah. Auch Giacomini giebt an, dass zwischen den Peritonealepithelien kubische Keimepithelzellen vorkommen. Nussbaum findet dagegen schon bei ganz jugendlichen Thieren auf den noch compacten Ovarien eine continuirliche Silberzeichnung. Die Frage kann somit noch nicht als entschieden gelten.

2. *Stratum medium* (*Stratum oophorum*).

Die mittlere, zwischen dem Peritonealepithel und dem Innenepithel gelegene Schicht des Ovariums ist verschieden ausgebildet, und es sind danach zweifach geartete Wandstrecken zu unterscheiden: solche, die verschiedene Ausbildungsstadien von Eiern enthalten, und solche, die frei davon sind (Fig. 87). An den letzteren Partien kommen die beiden Epithelblätter der Wandung bis fast zur Berührung einander nahe und bleiben nur durch sehr spärliches Bindegewebe und durch Blutgefässe von einander getrennt. Dagegen findet durch die sich entwickelnden Eier eine zum Theil sehr beträchtliche Trennung beider Epithellamellen von einander statt.

Was die Ausbildung der Eier im Froschovarium anlangt, so erfolgt dieselbe nach Nussbaum, dem sich C. K. Hoffmann anschliesst, in derselben Weise wie vor der Geschlechtsreife, d. h. es sind als Stadien zu unterscheiden: die noch undifferenzirten Urgeschlechtszellen (Ureier), die Zellnester und die Follikel. Die Urgeschlechtszellen sind zu jeder Zeit in dem Ovarium anzutreffen; von echten Eiern unterscheiden sie sich dadurch, dass sie keine Umhüllung durch Follikelzellen besitzen. Durch wiederholte Theilung gehen aus Urgeschlechtszellen Zellnester hervor, die je durch eine bindegewebige Umhüllung zusammengehalten werden. Aus den Zellnestern bilden sich dann die Follikel, und zwar (C. K. Hoffmann, Gemmill, siehe S. 296) dadurch, dass eine Zelle des Nestes zum Ei wird, während sich die anderen zu

Follikelzellen umbilden. Doch können auch aus einem Nest zwei oder selbst mehr Follikel hervorgehen (Gemmill).

An dem so entstandenen typischen Follikel werden unterschieden: 1. das Ei selbst, das zu jeder Zeit bei Weitem die Hauptmasse des Follikels bildet; 2. das Follikelepithel (*Membrana granulosa*), eine sehr dünne Schicht platter Zellen, die der äusseren Schicht des Eies, der Dotterhaut, anliegen; 3. aussen von dem Follikelepithel ein weitmaschiges Blutgefässnetz, von sehr spärlichem Bindegewebe begleitet; 4. an dem dem Innenraum der Ovarialtasche zugekehrten Umfang des Eies das Innenepithel, an dem peripheren Umfang das Peritonealepithel. Da die Eier, sowie sie etwas grösser werden, sich stark in die Ovarialhöhle hinein vorbuchten, so dass sie schliesslich nur noch mit einem beschränkten Gebiet ($^1/_5$) ihrer Oberfläche der Wandung des Ovariums ansitzen, so wird bei Weitem der grösste Theil ($^4/_5$) der Follikeloberfläche vom Innenepithel bekleidet. Die ausserhalb des Follikelepithels gelegenen Schichten (Blutgefässschicht und Epithelien) werden auch als *Theca folliculi* bezeichnet.

Was diese einzelnen Componenten des Follikels anlangt, so ist zunächst der Zustand des Eies ein variabler, je nach der Jahreszeit; er wird im nächsten Abschnitt zur Sprache kommen. Manchmal finden sich in einem Follikel zwei Eier. Bezüglich des Follikelepithels herrschen Differenzen. Dem oben recapitulirten Entwickelungsgange zufolge muss natürlich jedes wohl differenzirte echte Ei ein Follikelepithel besitzen. Bei grösseren unreifen Eiern, deren Keimbläschen von aussen noch deutlich sichtbar ist, besteht es (O. Schultze) aus kleinen polygonalen epithelartig angeordneten Zellen, die eine Membran und deutliche kreisrunde Kerne besitzen und in Wasser aufquellen, so dass sie sich gegen den Dotter des Eies ausbauchen. Bei älteren reifenden Eiern findet O. Schultze die Follikelzellen sternförmig und unter einander anastomosirend. Ruge ist geneigt, darin Degenerationserscheinungen zu sehen.

Die angedeutete Differenz der Anschauungen bezieht sich aber vor Allem auf das Verhalten des Epithels bei jüngsten „Follikeln". Pflüger giebt bestimmt an, dass bei jungen Follikeln von *Rana fusca* kein Follikelepithel vorhanden sei (Pflüger, 1881, S. 251). Das Ei sei in den jungen Follikeln nur von einer mit ein Paar Kernen ausgestatteten Bindegewebsmembran umgeben, aus der später durch Wucherung mehrere zellhaltige Schichten hervorgehen. Und ähnlich giebt O. Schultze an, dass an kleinen unreifen Eiern nur eine aus platten Zellen gebildete Hülle nachweisbar ist. Da ein Defect des Innenepithels unwahrscheinlich ist, so würde den fraglichen Zellen eben ein Follikelepithel abzusprechen sein.

Durch die Auffassung von Nussbaum würden diese Angaben sich leicht erklären. Die grossen Elemente, die noch kein Follikelepithel besitzen, sind danach eben noch keine Eier, sondern Urgeschlechtszellen, die erst, unter Einschaltung des Nesterstadiums, Eier und Follikelzellen erzeugen.

Auf die zeitlichen Verhältnisse der Eibildung und die Vorgänge bei der Eireifung wird im nächsten Abschnitte eingegangen werden.

Das Verhalten des Blut- und Lymphgefässnetzes in der Wandung des Ovariums wurde durch Langer speciell festgestellt. Danach treten schon die vorcapillaren Blutgefässe netzförmig zusammen, und aus diesen Netzen gehen feinere Röhrchen ab, die sich innerhalb der grossen Netzmaschen wieder zu feinen Netzen vereinigen. Die Regelmässigkeit des Netzes wird durch die Einlagerung der Eier und ihrer verschiedenen Vorstufen mannigfach gestört. Zu den Follikeln, die über die Innenfläche des Ovarialsackes vorragen, verhalten

sich die Blutgefässe so, dass die Vorcapillaren feine Aeste abgeben, die die austretenden Eier (mit ihrem Follikelepithel) zu umgreifen haben. Indem sich auch diese letzteren Gefässe in ein Netz auflösen, kommt jedes Ei, wenn es bereits die Grösse eines mässigen Stecknadelknopfes erreicht hat, in ein Körbchen von Capillaren zu liegen. Das Netz des Follikels steht an zwei oder drei Stellen mit den Vorcapillaren der Ovarialwand in Verbindung. „Das Gefässsystem der grösseren Eichen ist überhaupt bedeutend ausgebildet, wogegen kleine Eichen eben nur von einem einfachen capillaren Gefässring umgriffen werden, und die ersten Eikeime bloss gruppenweise in eine Gefässmasche der Grundmembrane eingelagert zu finden sind“ (Langer). Die Lymphgefässe schliessen sich den gröberen Blutgefässen und auch noch den vorcapillaren Röhren paarweise an, wobei die beiden Begleitgefässe durch zahlreiche brückenförmige Anastomosen mit einander verbunden sind. So bilden auch die Lymphgefässe vorcapillare Netze. Auch die Blutcapillaren werden von Lymphgefässen begleitet; dieses capillare Lymphnetz unterscheidet sich aber von dem vorcapillaren dadurch, dass sich die Lymphcanälchen nicht mehr strenge an die Blutcapillaren halten, und dass, wo dies der Fall ist, immer nur je ein Lymphgefässchen an ein Blutgefässchen zu liegen kommt. Auch die zu Follikeln tretenden Blutgefässe werden von Lymphgefässen begleitet, die um die Eier herum Netze bilden. „Während aber die dünnen Blutcapillaren daselbst nur ein lockeres Netz darstellen, bilden die zwei- bis dreimal dickeren Lymphcapillaren ein ziemlich dichtes Netz mit rundlichen engen Maschen.“

Dass sich in der Begleitung der Arterien, bis zu deren feinsten Verzweigungen, glatte Muskelfasern finden, die somit in die Ovarialwand eingelagert sind, wurde schon erwähnt (S. 323).

3. Das Innenepithel (O. Schultze).

Die Höhle eines jeden Ovarialsackes ist mit einem einschichtigen Epithel ausgekleidet, das O. Schultze (1887) Innenepithel nennt. Die Zellen sind platt, unregelmässig polygonal, ihre Grenzen lassen sich durch *Argentum nitricum* darstellen (Nussbaum, O. Schultze). An den Wandstrecken, die keine Eier einschliessen, sind die Zellen meist kleiner als auf den Eiern selbst (Einfluss der Dehnung, O. Schultze).

Die Herkunft und Bedeutung dieses Innenepithels ist durch C. K. Hoffmann, dessen Angaben neuerdings durch Gemmill (1896, für *Pelobates fuscus*) bestätigt wurden, dahin festgestellt worden, dass es von den Genitalcanälen (Geschlechtssträngen) der Urniere abstammt (siehe die Entwickelung der Keimdrüsen). Es stammt also in letzter Instanz von dem gleichen Mutterboden, wie das Peritonealepithel, das die Aussenfläche des Ovariums bedeckt.

Die Höhlen der Ovarialsäcke enthalten, wie schon gesagt, geringe Mengen einer Flüssigkeit. O. Schultze fand, dass dieselbe nach dem Einlegen in Chromsäuremischungen theils in die Umgebung diffundirt, theils in der Ovarialhöhle selbst zu einer weissen Masse erstarrt, die sich oft klumpenweise aus der Kammer herausnehmen lässt und dann die Eindrücke der Eier zeigt. Auch in der Umgebung des Ovariums bildet sich derselbe weisse Niederschlag aus der Flüssigkeit, die durch die Sackwandung nach aussen diffundirte. Die mikroskopische Untersuchung ergab ein feinkörniges Gerinnsel, das mitunter kleine stark lichtbrechende Körnchen enthält; es ist mit Karmin färbbar und ähnelt sehr dem im Keimbläschen durch die Säureeinwirkung entstehenden Gerinnsel. „Hätte ich jemals lymphoide Zellen darin gefunden, so würde ich ohne Bedenken

den Sack einen Lymphsack nennen" (O. Schultze). Auch trotz dieses Mangels wird wohl kaum eine andere Auffassung des Raumes möglich sein.

Vergleicht man auf Grund dieser Schilderung den Bau des Froschovariums mit dem eines compacten Ovariums, etwa dem der Säuger, so ergiebt sich, dass beim Frosch an Stelle der „Marksubstanz" grosse Höhlen vorhanden sind, während die eigentliche Substanz des Ovariums nur von der „Rindensubstanz" gebildet wird. Der Unterschied ist bedingt durch das Verhalten der Urnierenstränge, die bei manchen Säugern compacte Zellmassen innerhalb des blutgefässführenden Bindegewebsstratum der Marksubstanz bilden, während sie beim Frosch hohl und stark ausgeweitet sind. So bleiben nur die Scheidewände zwischen den Ovarialkammern als Repräsentanten einer Marksubstanz übrig, wesentlich bestimmt, die Blutgefässe zu und von der Rindensubstanz zu führen. Die Zellen der Urnierenstränge tapeziren die Hohlräume als einschichtiges Epithel aus und legen sich auch innen an die Rindensubstanz an. Der biologische Werth dieser Einrichtung dürfte darin zu sehen sein, dass dadurch die gleichzeitige Entwickelung einer ungeheuren Menge sehr voluminöser Eier ermöglicht wird: diese finden nach der Ovarialhöhle zu Raum, sich auszubilden und sind hier zugleich vor Läsionen besser geschützt, als wenn sie sich gegen die Peritonealhöhle hin vorwölben müssten.

Eier. Bildung, Lösung, Wanderung und Ablage des Eies.

Eier. Bildung, Lösung, Wanderung und Ablage des Eies.

a) Allgemeines über das Froschei.

a) Allgemeines über das Froschei.

Die Zahl der Eier, die innerhalb eines Jahres zur Reife kommen und bei einer Paarung zur Brunstzeit entleert werden, ist eine sehr grosse. Leuckart giebt sie für den „Frosch" auf 2500 bis 3800 an. Wesentlich geringer stellt sie sich allerdings, nach neueren Zählungen bei *Rana fusca*, nach O. Schultze. Die Minimalzahl der bei einer Brunst zur Ablage kommenden Eier betrug bei *Rana fusca* (unter 7 Bestimmungen) 1326, die Maximalzahl 2565, die Durchschnittszahl somit 1724. Aus den beiden Grenzzahlen geht zugleich hervor, dass ein Weibchen die doppelte Zahl Eier ablegen kann als ein anderes. Welche Bedingungen auf die Zahl der Eier wirken, ist noch nicht zu sagen.

Das Ei. Der Schilderung der Eibildung ist eine kurze Darstellung der Merkmale des fertigen Eies vorauszuschicken. Dabei sei zunächst zu Grunde gelegt das ausgebildete Eierstocksei, kurz vor seiner Lösung aus dem Ovarium. Es ist das zugleich das Stadium unmittelbar vor den Veränderungen, die die letzten Reifeerscheinungen einleiten. Das Ei ist in den meisten Punkten fertig gebildet, wenn auch noch nicht befruchtungsfähig. —

Das Froschei besitzt eine beträchtliche Grösse (circa 1,94 mm bei *Rana fusca*, nach Born). Grund davon ist die reichliche Ansammlung von Nahrungsdotter. Das Froschei gehört zu den holoblastischen dotterreichen Eiern mit inäqualer Furchung. Der Nahrungsdotter ist nicht gleichmässig in dem Eiprotoplasma oder dem Bildungsdotter vertheilt, sondern in der einen Eihälfte in grösserer Masse und gröberen Körnern als in der anderen. So wird auch geradezu eine grobkörnige und eine feinkörnige Hälfte unterschieden. Die Elemente des Nahrungsdotters sind nach O. Schultze nicht, wie gewöhnlich angegeben wird, Täfelchen und Plättchen, sondern stellen rundliche oder ovale Körper dar. Ihrer Substanz nach bestehen sie aus einem Eiweisskörper (R. Virchow). Die verschiedene Vertheilung der beiden Dotterarten

innerhalb des Eies bedingt eine verschiedene Schwere seiner beiden Hälften: die an Nahrungsdotter reichere (vegetative) Hälfte ist schwerer als die an Bildungsdotter reichere (animale) Hälfte. Das Froschei ist somit polar differenzirt. Gewöhnlich sind schon äusserlich beide Hälften durch die Färbung von einander zu unterscheiden. Die oberflächliche Rindenschicht des Eikörpers ist im Gebiete der an Bildungsdotter reicheren Hälfte dunkel pigmentirt, während im Gebiete der vegetativen Hälfte eine helle Zone bleibt. Doch kommt es bei *Rana fusca* vor, dass die helle Zone fehlt, und die ganze Eioberfläche dunkel ist. Bei *Rana fusca* ist die dunkle Hälfte geradezu schwarz, bei *Rana esculenta* ist sie braun in wechselnder Intensität. Bei Eiern verschiedener Weibchen sind die hellen Felder sehr verschieden gross (Born); doch ist bei *Rana fusca* das helle Feld gewöhnlich kleiner als bei *Rana esculenta*. Während es bei *Rana fusca* etwa $1/3$ der gesammten Eioberfläche einnimmt, erstreckt es sich bei *Rana esculenta* etwa über die Hälfte derselben. Die Farbe des hellen Feldes ist gelblich weiss oder grau. Die Pigmentirung hält sich zwar im Allgemeinen an die Oberfläche, doch finden sich bei stark pigmentirten Eiern Pigmentkörnchen in geringer Menge durch den ganzen Eikörper hindurch. Die Mitte des hellen Feldes bildet den hellen oder vegetativen, die gegenüberliegende Stelle der schwarzen Zone den dunkeln oder animalen Pol des Eies. (Wolfenden vermochte aus Froscheiern zwei Farbstoffe darzustellen, einen schwarzen, den er als *Vitello-melanin*, und einen gelben, den er als *Vitello-lutein* bezeichnet.) — Die Oberfläche des Eies wird von einer Membran, der Dotterhaut (*Membrana vitellina*), umgeben. Sie ist die einzige dem Ei selbst angehörende Haut und als Zellmembran aufzufassen (O. Schultze).

Im Innern enthält der Eikörper ausser den beiden genannten Dotterarten noch das Keimbläschen, einen grossen, zu dieser Zeit abgeplatteten und excentrisch in der dunkeln Rindenschicht am dunkeln Pol gelegenen Körper, der von einer Membran umgeben ist und eine Anzahl Keimflecke (Nucleoli, Kernkörperchen) sowie einen Chromatinknäuel einschliesst.

An diesem den Kern der Eizelle repräsentirenden Gebilde spielen sich nun in der nächsten Folgezeit hauptsächlich die Veränderungen ab, die als Reifeerscheinungen bezeichnet werden und in der Ausstossung zweier Richtungskörperchen bestehen. Schon bei Bauchhöhleneiern ist das Keimbläschen verschwunden, es hat sich in die viel kleinere und schwer sichtbare Richtungsspindel umgewandelt; das Ei hat aber jetzt noch den gleichen Zellwerth wie das Eierstocksei. Anders das abgelegte Ei vor der Befruchtung. Abgesehen von der Hülle, die es erhalten hat, ist es auch sonst wesentlich verändert, da sich ein Theil von ihm zusammen mit einem Theil der Richtungsspindel (des Kernes) als erstes Richtungskörperchen abgeschnürt hat. So klein dieser Theil ist, so hat doch das zurückgebliebene, in seiner Grösse nicht nennenswerth beeinflusste Ei nicht mehr den gleichen Zellwerth wie das Ovarialei, es ist als Tochterzelle gegenüber der ersten, der Mutterzelle, zu betrachten. Aber auch dieser Zustand ändert sich noch einmal: nach der Befruchtung wird noch das zweite Richtungskörperchen ausgestossen, und der Kern wird dadurch aufs Neue beträchtlich reducirt. Die Ausstossung der Richtungskörperchen hat somit auf das Volumen, das Aussehen und die Zusammensetzung des Eikörpers selbst keinen sehr nennenswerthen Einfluss, verändert aber die genealogische Bedeutung des Eies. Das Ovarialei ist die Mutterzelle, das erste Richtungskörperchen nebst dem übrigen Eirest sind die Tochterzellen, das zweite Richtungskörperchen nebst dem aufs Neue reducirten Ei die

Enkelzellen. — Erst nach Ausstossung des zweiten Richtungskörperchens ist das Ei völlig reif, der ihm verbliebene Kern stellt den Eikern (O. Hertwig) dar, der als weiblicher Vorkern mit dem durch die Befruchtung eingedrungenen männlichen Vorkern in Conjugation tritt. (Genaueres siehe in den embryologischen Lehrbüchern.)

Bezüglich der oben nur kurz berührten Grössenverhältnisse der Froscheier seien noch etwas speciellere Daten angeführt, die an abgelegten Eiern gewonnen sind.

Die Eier von einem und demselben Weibchen von *Rana fusca* sind von ziemlich gleicher Grösse (Born). Auch zwischen den Eiern verschiedener Weibchen sind die Grössenunterschiede meist nicht sehr beträchtlich, können jedoch bis zu einem halben Millimeter betragen (O. Schultze). Born fand bei der Untersuchung der Eier von neun Weibchen als höchstes Durchschnittsmaass 2,12 mm, als kleinstes 1,80 mm, somit ein Gesammtdurchschnittsmaass von 1,94 mm. O. Schultze macht darauf aufmerksam, dass sich fast in jeder Brut, abgesehen von den sehr seltenen „Rieseneiern", eine ziemliche Anzahl Eier findet, deren Durchmesser von dem im Uebrigen constanten Maasse Abweichungen zeigt; gelegentlich finden sich einzelne auffallend kleine Eier.

Bei *Rana esculenta* zeigen die Eier eines Weibchens häufig sehr erhebliche Verschiedenheiten. Das Gros der Eier eines Weibchens ist allerdings auch hier von gleichmässiger Grösse, sehr selten finden sich einzelne bedeutend kleinere darunter, viel häufiger aber solche, die den zweifachen Durchmesser, also den 8- bis 12 fachen Kubikinhalt der gewöhnlichen Eier besitzen; einzelne dieser Rieseneier haben ein unverhältnissmässig kleines dunkles Feld, das wie eine kleine braune Kappe der grossen gelben Kugel aufsitzt (Born).

Die Hülle des Eies. Der Laich. Die Gallerthülle, die das Ei auf seinem Durchtritt durch die Tube aufgelagert erhält, ist anfangs sehr dünn und liegt dem Ei eng an; nach der Ablage des Eies aber, die ins Wasser erfolgt, quillt sie durch Wasseransammlung sehr beträchtlich auf. In der ersten Zeit ihres Aufquellens lässt sie drei Schichten unterscheiden. Die innerste Schicht ist verhältnissmässig schmal und fest, und eng mit der Dotterhaut verbunden. Bei starker Vergrösserung zeigt sie eine der Oberfläche parallele Streifung; nach aussen giebt sie feine Fäserchen ab. Die mittlere Schicht ist sehr locker und wasserreich, die äusserste, breiteste Schicht ist anfangs fester. Einige Zeit nach der Eiablage werden die Schichten undeutlicher, da das Wasser sich gleichmässiger vertheilt (O. Schultze). Der Grundbau aller drei Schichten ist ein faseriger. —

Häufig kommen in den Laichballen, die aus den eng mit einander verbundenen Eiern in ihren Hüllen bestehen, sogenannte Windeier, d. h. Hüllen ohne Eier, vor; in sehr seltenen Fällen sind solche in überwiegender Zahl vorhanden. Ebenso selten ist das Vorkommen von zwei Eiern in einer Hülle (O. Schultze). In den eierlosen Hüllen beobachtete Lebrun einen festen, meist aus Epithelzellen bestehenden Kern. (Ueber die Absonderung der Hüllen siehe Eileiter.)

Die befruchteten Eier drehen sich im Wasser sehr rasch so, dass der schwere weisse Pol nach abwärts sinkt. In einem Laichballen blicken somit alle lebenden und befruchteten Eier mit ihren schwarzen Hälften nach oben. Auf diese Drehung ist noch zurückzukommen.

Was die chemische Natur der Gallerthülle anlangt, so bezeichnet Wolfenden die Substanz auf Grund seiner Analyse als reines Mucin. Danach wäre

es also unzutreffend, von einer „Eiweisshülle“ kurzweg zu sprechen, wie häufig geschieht. Einer älteren Analyse, bei der allerdings der ganze Froschlaich mit den Embryonen analysirt worden zu sein scheint (von Peschier), entnehme ich noch die Angabe, dass der Rückstand phosphorsauren und kohlensauren Kalk enthielt. Die bemerkenswertheste Eigenheit der Hülle ist jedenfalls ihre enorme Quellbarkeit im Wasser (siehe Eileiter).

b) Eibildung und Eireife.

b) Eibildung und Eireife.

Was nun die Vorgänge in dem geschlechtsreifen Eierstock im Laufe eines Jahres anlangt, so sind dieselben zum Theil sehr genau, zum Theil aber auch noch nicht ganz genügend bekannt. Gut bekannt sind die Umwandlungen, die die für die nächste Brunst bestimmten Eier, von einer Laichperiode bis zur nächsten, durchmachen; weniger sicher die, die sich an den jüngeren Generationen abspielen.

Am ausführlichsten und eingehendsten hat Nussbaum die letzte Gruppe von Vorgängen in ihrem sachlichen und zeitlichen Ablauf verfolgt; sie stellen sich danach in folgender Weise:

Von den in Betracht kommenden Stadien der Eibildung: Urgeschlechtszellen, Zellnester, Follikel, finden sich zu jeder Zeit mindestens zwei innerhalb des Eierstockes vertreten. Geht man von der Zeit gleich nach der Laichperiode aus, so finden sich jetzt bei *Rana fusca*: 1. junge typische Follikel, deren Eier für die Brunst des nächsten Jahres bestimmt sind; 2. zahlreiche Zellnester als erste Anfänge zur Bildung der für die übernächste Brunst bestimmten Eier; 3. Urgeschlechtszellen. Im Laufe des Sommers spielen sich nun folgende Vorgänge ab: die Generation 1. wächst heran und bildet sich bis zum October völlig aus; die Zellnester (Generation 2.) wandeln sich gegen Ende Juli zu jungen typischen Follikeln um. Somit sind bei Beginn des Winterschlafes die für die nächste Brunst bestimmten Eier völlig ausgebildet, die für die übernächste Brunst sind als wohl charakterisirte Eier in typischen Follikeln vorhanden. In den Wintermonaten kommt es nun noch zur Anlage einer dritten Generation. Eine Anzahl der Urgeschlechtszellen wandelt sich durch wiederholte Theilung in Zellnester um. Weiter kommt aber diese Generation vorerst nicht. Unmittelbar vor der Laichperiode enthält danach das Froschovarium viererlei Bildungen: 1. die ausgebildeten demnächst abzustossenden Eier; 2. die jungen Follikel für die übernächste Brunst; 3. die Zellnester; 4. Urgeschlechtszellen. Danach würde man im Stande sein, während vier auf einander folgender Jahre das Schicksal einer Eigeneration zu verfolgen. Etwa im October des ersten Jahres würde mit der Ausbildung der Zellnester der Cyklus beginnen; Ende Juli des folgenden Jahres entstehen aus den Zellnestern die jungen Follikel; diese bleiben während des folgenden Winters ziemlich unverändert, wachsen aber dann im Sommer des dritten Jahres bis zum October stark heran und werden endlich in der Brunst des vierten Jahres ausgestossen. Der ganze Cyklus würde einen Zeitraum von etwa $2^1/_2$ Jahren einnehmen.

Wiederholt genau studirt wurden die Veränderungen, die die jungen Follikel während des der Ausstossung ihrer Eier vorhergehenden Jahres durchmachen (Newport, O. Hertwig, O. Schultze). Nach Ausstossung der reifen Eier zur Zeit der Brunst ist der Eierstock sehr klein, dünnlappig und collabirt. Seine Farbe ist grünlich grau, nur vereinzelt finden sich schwarze Flecke. Mit der Lupe erkennt man leicht die jungen für die nächste Brunst bestimmten

Eier, die, dicht neben einander gelegen, durch die Ovarialwand hindurchschimmern. Ihr Entwickelungsgrad schwankt etwas; die kleinen besitzen (nach eigenen Messungen bei *Rana fusca*) einen Durchmesser von circa 0,3 mm, die grössten einen solchen von circa 0,8 mm. Letztere sind sehr in der Minderzahl. Bei Weitem die meisten sind grünlich, durchscheinend, und lassen das Keimbläschen im Innern deutlich von aussen erkennen. Nur die grössten sind bereits dicht, gelbgrau gefärbt, in Folge von Ansammlung von Dotterelementen, die auch die Erkennbarkeit des Keimbläschens von aussen unmöglich macht. Was die vereinzelten schwarzen Flecke anlangt, so sind sie durch schwarze weiche Körper bedingt, von denen einige die Grösse entwickelter Eier besitzen, andere erheblich kleiner sind. Es sind auf verschiedenen Stadien der Entwickelung stehen gebliebene und degenerirte, nicht abgestossene Eier (Abortiveier, s. unten).

Ihrem Bau nach bestehen die jungen unreifen Eier im Frühling aus der Dotterhaut, dem noch ganz hellen protoplasmatischen (aus Bildungsdotter bestehenden) Eikörper und dem Keimbläschen. Letzteres wird von einer Membran umgeben und enthält eine Anzahl von Keimflecken. Eine periphere dünne Dotterschicht mit radiärer Streifung fand O. Schultze bei reifenden Eiern von *Rana fusca* im März: „*Zona radiata*". Aussen von dem Ei findet sich ein deutliches Follikelepithel, dem noch die anderen auf S. 325 genannten Schichten aufliegen.

Während des folgenden Jahres entwickeln sich nun die für die nächste Brunst bestimmten Eier beträchtlich; sie nehmen an Grösse zu, Reservenährstoffe in Form von Dotterkörpern, sowie Pigmentkörner lagern sich in ihnen ab, und das Keimbläschen geht wichtige Veränderungen ein.

Die meisten Veränderungen der Eier spielen sich im Sommer bis zum October ab, und bei Beginn des Winterschlafes haben die Eier über $^2/_3$ ihrer definitiven Grösse erreicht (Newport). Während der Wintermonate macht die Entwickelung nur geringe Fortschritte, dagegen treten sehr wichtige Vorgänge wieder kurz vor der Lösung der Eier aus dem Ovarium ein, deren hauptsächlichster die Umwandlung des Keimbläschens zur Richtungsspindel ist. In dem nun erreichten Zustande tritt das Ei in die Bauchhöhle und die Tube. In der Tube findet dann die Ausstossung des ersten Richtungskörperchens statt. Die des zweiten Richtungskörperchens erfolgt erst am abgelegten Ei nach der Befruchtung.

Im Einzelnen können diese Vorgänge hier nicht alle ganz ausführlich dargestellt werden; einige Angaben mögen genügen.

Zunächst ist ein eigenthümliches Gebilde zu nennen, das sich bei jungen unreifen Eiern findet: der sogenannte Dotterkern (Carus 1850; entdeckt wurde er für das Froschei 1848 durch Cramer. O. Hertwig bezeichnete ihn als Dotterconcrement). Der Dotterkern stellt einen „runden, gelblichen, körnigen Körper" dar, „der sich vom umgebenden Dotter nicht scharf abgrenzen lässt" (O. Hertwig). Er ist nur im unreifen Ei bis zu einer gewissen Zeit vorhanden, dagegen im reifenden Ei verschwunden. O. Schultze verfolgte sein Verschwinden bei *Rana fusca* im Mai. Der Vorgang spielt sich nach dem genannten Beobachter in der Weise ab, dass der Dotterkern sich in einzelne Körnchen auflöst, und diese sich um das Keimbläschen in einem concentrischen dunkeln Ring anordnen. Dadurch wird zugleich eine Trennung des Eiinhaltes in zwei Zonen herbeigeführt: eine helle, die innen von dem Ringe liegt und das Keimbläschen umgiebt, und eine aussen von dem Ringe befindliche dunkle. Mit der Dotterbildung hat der Dotterkern nichts zu thun.

Nach Henneguy stammt der Dotterkern vom Keimbläschen ab, und stellt eine feinkörnige Masse dar, in der manchmal ein scharf begrenzter Körper erkennbar ist. Bezüglich der neuerdings geäusserten Auffassung, nach der der Dotterkern der Attractionssphäre entspricht, sei besonders auf die Arbeit von Meves (1895) verwiesen.

Die Ablagerung von Nahrungsdottermassen in das Eiprotoplasma erfolgt von der Peripherie aus. Durch ihre Ansammlung wird das Ei voluminöser und undurchsichtig, zugleich aber differenziren sich, da die Ablagerung ungleichmässig erfolgt, eine dotterreichere und eine dotterärmere Hälfte und damit stellt sich auch der Gewichtsunterschied zwischen beiden Hälften her, der somit schon im Ovarialei ausgesprochen ist, wie zuerst Roux gezeigt hat. Trotz dieses Gewichtsunterschiedes beider Hälften findet aber eine bestimmte Orientirung des Eies im Ovarium noch nicht statt.

Die Pigmentablagerung tritt verhältnissmässig spät ein (bei Augusteiern von *Rana fusca*, O. Schultze). Sie hält sich, wie schon bemerkt, in der Hauptsache an der Oberfläche des Eikörpers, doch vertheilen sich bei stark pigmentirten Eiern die Pigmentkörnchen auch durch den ganzen Eikörper hindurch (O. Schultze). Gewöhnlich bleibt ein circumscripter Theil der an Nahrungsdotter reicheren Hälfte frei von Pigment. So wird schon im Ovarialei ein gelblicher (vegetativer) und ein schwarzer (animaler) Pol unterscheidbar. Entsprechend dem oben Gesagten liegen die Eier im Ovarium, aber auch noch in der Bauchhöhle und den Tuben, unregelmässig, theils mit der schwereren weissen, theils mit der leichteren schwarzen Hälfte nach oben gekehrt. Erst im abgelegten Ei erfolgt eine der Schwere entsprechende Drehung (siehe unten).

Die wichtigsten Veränderungen in dem seiner Reife entgegengehenden Ei spielen sich an dem Keimbläschen ab. Anfangs, d. h. an den kleinen durchsichtigen Eiern, ist es etwa kugelig gestaltet, besitzt schon einen ansehnlichen Durchmesser und enthält in dem Kernsaft mehrere kleinere und einige grössere Keimflecke. Die Kernmembran ist deutlich doppelt conturirt, der Kernsaft ist von einem Fadennetz durchsetzt, in dem die Keimflecke liegen (O. Hertwig). Seine Lage ist im Ganzen central oder nur wenig, und zwar regellos, excentrisch, bald nach der schwarzen, bald nach der hellen Seite, bald nach oben, bald nach unten ein wenig abweichend (R. Fick).

Häufig ist seine Oberfläche nicht glatt, sondern mit vielfachen Einbuchtungen und Vorsprüngen nach allen Richtungen hin versehen. Oft liegen Kernkörperchen in den Vorsprüngen, die als normale Bildungen (Pseudopodien, wohl im Dienste des Stoffwechsels stehend) aufzufassen sind. — Eine speciell für Rana noch nicht ganz entschiedene Frage ist die nach dem Vorhandensein oder Fehlen eines Chromatingerüstes im Keimbläschen. O. Schultze vermisste ein solches in reifenden Froscheiern und sah es erst in späteren Stadien neu auftreten. Beobachtungen an anderen Objecten sprechen für das permanente Vorhandensein eines solchen Gerüstes, das auf das Kerngerüst des Ureies zurückzuführen wäre. Die Frage muss weiter unten bei der Entstehung der Richtungsspindel noch kurz erörtert werden.

Mit dem Wachsthum des Eies nimmt nun (O. Hertwig) auch der Umfang des Keimbläschens rasch zu, die Zahl der Keimflecke vermehrt sich (durch Theilung, O. Schultze) beträchtlich, bis gegen 100. Sie ordnen sich alle in regelmässiger Weise an der Oberfläche des Keimbläschens dicht unter seiner Membran an. Die wichtigste weitere Veränderung ist dann die (nach O. Schultze mit dem Auftreten der Pigmentirung im August beginnende)

Wanderung des Keimbläschens nach dem dunkeln Pol der Eizelle hin. Da die Eier im Ovarium nicht nach der Schwere orientirt sind, sondern ganz regellos liegen, so kann auch die Annäherung des Keimbläschens an den dunkeln Pol nur durch einen activen Wanderungsprocess erklärt werden; das Keimbläschen kriecht vermittelst der Pseudopodien, die jetzt nur gegen den schwarzen Pol gerichtet sind (R. Fick). Dem letzteren findet sich das Keimbläschen schon zu Anfang des Winters, mehrere Monate vor der Reife, genähert; es hat also jetzt eine typisch excentrische Lage (R. Fick). In dieser Lage zeigt es auch Formveränderungen, die auf eine stattgehabte Schrumpfung durch Austritt von Kernsaft schliessen lassen: wellenförmige Contouren, verkleinertes Volumen, Ansammlung von Flüssigkeit um das Keimbläschen in einem gegen den Dotter abgegrenzten Raume. Im Innern hat sich insofern eine Veränderung vollzogen, als jetzt die Keimflecke von der Peripherie des Keimbläschens aus in das Centrum desselben verlagert sind, wo sie in einem Ring dicht beisammen liegen. In diesem Zustande verharrt das Ei nach O. Hertwig während der Wintermonate und weitere bemerkenswerthe Veränderungen treten erst im Anfang des Frühjahres ein. Das Keimbläschen rückt noch näher nach dem schwarzen Pol, verdrängt dabei die hier befindlichen Pigmentmassen (Bildung der *Fovea germinativa*, siehe unten), plattet sich zu einer flachen Scheibe ab und bildet sich schliesslich zu der Richtungsspindel um. Dies erfolgt kurz vor der Lösung des Eies aus dem Ovarium (bei Bufo während der Paarung, O. Schultze). Durch die Umwandlung zu der viel kleineren Richtungsspindel geht das Keimbläschen als grosses, schon der Lupenuntersuchung deutliches Gebilde verloren.

Die „unheimlich kleine" Richtungsspindel von *Rana fusca* ist zuerst von O. Schultze gesehen und abgebildet worden. Bei ihrer Bildung verschwinden die Kernmembran und die Nucleolen, und es bleibt nur eine kleine achromatische Spindel übrig, in deren Aequator sich Chromosomen anordnen. Die Herkunft dieser Chromosomen ist ein schwieriger und noch nicht definitiv entschiedener Punkt. O. Schultze beobachtete 1887 als ihren Vorläufer einen Fadenknäuel, der im Ovarialei auftritt, nachdem die Kernkörperchen sich in der Mitte des Keimbläschens zu einem Ringe angesammelt haben. Inmitten des Ringes entsteht der Knäuel, und zwar, nach O. Schultze, auf Kosten zerfallender Keimkörperchen. Zu dieser Auffassung war O. Schultze auch dadurch bestimmt, dass in den vorhergehenden Stadien der Eireife ein Chromatingerüst nicht nachweisbar war. R. Fick ist neuerdings, im Anschluss an Carnoy und Lebrun, auf Grund von Beobachtungen an Froscheiern zu der Schultze'schen Auffassung zurückgekommen. Ihr entgegen stehen Angaben, die allerdings an anderen Objecten (für Amphibien bei *Triton taeniatus* durch Born) gewonnen sind, und die darauf hinauskommen, dass der Chromatinknäuel, der die Richtungsspindel-Chromosomen hervorgehen lässt, nicht neu entsteht, sondern sich continuirlich von dem Chromatingerüst des Kernes der Ureizelle herleitet. Für Rana speciell steht der continuirliche Nachweis dieses Gerüstes durch die verschiedenen Eibildungsstadien noch aus.

Specieller darauf einzugehen, ist hier nicht der Ort. (Vergl. die zusammenfassende diesbezügliche Darstellung von J. Rückert 1894.)

Mit der Richtungsspindel, deren Axe sich senkrecht zur Eioberfläche einstellt, verlässt das Ei das Ovarium. (Daher vermisste schon K. E. v. Baer das Keimbläschen im Tubenei; Newport constatirte, dass es schon im Ovarium verschwindet, Hertwig fand es bei Bauchhöhleneiern stets geschwunden. Am genauesten verfolgte zuerst O. Schultze die Umwandlungen.) Die definitive

Abschnürung des ersten Richtungskörperchens erfolgt jedoch erst im Eileiter und ist am abgelegten Ei vollzogen (O. Schultze).

c) Lösung des Eies aus dem Eierstock (Ovulation). Follikel-Atresie.

c) Lösung des Eies aus dem Eierstock (Ovulation). Follikel-Atresie.

Wenn das Ei seine volle Ausbildung erreicht hat, so findet unter normalen Verhältnissen während der Paarung das Platzen des Follikels und damit der Austritt des Eies in die Bauchhöhle statt. Die an sich schon dünne Wand, die das Ei gegen die Bauchhöhle abschliesst, verdünnt sich immer mehr und reisst schliesslich ein. Das Ei tritt aus der Follikelhöhle heraus, nur von der Dotterhaut umgeben; die Follikelzellen und die *Theca folliculi* bleiben zurück. Die Frage, ob zu dem normalen Platzen der Follikel die Anwesenheit des Männchens nöthig ist, wurde oben schon erörtert (S. 291); es ergab sich dabei, dass bei *Rana fusca* die Eilösung auch ohne das Männchen stattfinden kann, allerdings bei Anwesenheit des Männchens sicherer und prompter erfolgt. Lebrun vermuthet einen erwärmenden und damit blutgefässerweiternden Einfluss auf das Ovarium durch das Aufsitzen des Männchens. Die Erscheinung, dass bei *Rana esculenta* in der Gefangenschaft das Platzen der Follikel selbst bei gepaarten Weibchen nicht stattfindet, zeigt, dass auch andere Einflüsse hier noch von Bedeutung sind. Nach Giacomini würde die reflectorische Contraction der glatten Muskelzellen des Ovariums, ausgelöst durch ihre mit der Vergrösserung des letzteren einhergehende Dehnung, auf das Platzen der Follikel einen Einfluss haben.

Nachdem das Ei ausgetreten ist, zieht sich die Follikelhöhle und das ganze Ovarium zusammen. Hierbei spielen offenbar die glatten Muskelfasern eine Rolle. Eine Umstülpung der Follikelwand nach der Bauchhöhle zu kommt vor, ist aber als grosse Seltenheit zu betrachten (Giacomini).

Der leere Follikel bildet sich zum sogenannten *Corpus luteum* um, das bei den Fröschen ein einfaches Verhalten darbietet. Giacomini hat seine Ausbildung bei *Rana esculenta* und *Rana temporaria* verfolgt. Die entleerten Follikel sind zunächst kleine Säckchen, die sich gegen die Peritonealhöhle mit spaltförmiger oder rundlicher Oeffnung öffnen. (Abbildungen dieser auf der Peritonealoberfläche des Eierstockes erkennbaren Oeffnungen finden sich bei Brandt, Lebrun, Nussbaum.) Im Laufe der nächsten vier bis fünf Monate findet eine allmähliche Rückbildung des Follikels statt. Das Epithel, das die Höhle auskleidet (das Follikelepithel), geht allmählich zu Grunde, zum Theil unter Verfettung, zum Theil unter Aufnahme von Pigment; die Epithelzellen bleiben dabei immer central gelagert, und eine Durchwachsung von Seiten der Theca-Elemente findet nicht statt. Die Höhle wird durch Aneinanderlagerung der Wände immer mehr verkleinert, völliger Schluss tritt aber erst nach vier bis fünf Monaten ein. Anfangs findet sich in ihr etwas Flüssigkeit, einige rothe Blutzellen, Leukocyten und Epithelien. Die rothen Blutzellen stammen aus Gefässen, die beim Platzen des Follikels zerrissen wurden: in geringem Grade findet eine solche Gefässzerreissung normal statt, grössere Hämorrhagien sind dagegen sehr selten. Die degenerirenden Epithelien nebst den zerfallenen Blutzellen bilden eine Detritusmasse, die theils resorbirt, theils von Wanderzellen aufgenommen wird. Das Bindegewebe der Theca wuchert und bildet sich schrumpfend zu Narbengewebe um, die Gefässe veröden. So bleibt schliesslich als Rest des Follikels nur eine kleine Partie Narbengewebe im *Stroma ovarii* übrig.

Follikel-Atresie. Wie schon angedeutet, finden sich in dem Eierstock bald nach der Brunst (auch wenn dieselbe normal verlief) in wechselnder Anzahl schwarze Körper verschiedener Dimensionen, die schon Swammerdam und nach ihm Rathke für nicht ausgestossene, der Degeneration anheimfallende Eier (Abortiveier) hielten. Die Vorgänge bei der Rückbildung solcher nicht entleerter Follikel wurden für die urodelen Amphibien (Siredon, Salamandra) durch Ruge genau verfolgt, für *Rana fusca* durch Henneguy, Mingazzini, Giacomini. Nach Henneguy spielen sie sich an dem ganzen Follikel in der Weise ab, dass sich der Dotter des degenerirenden Eies verflüssigt und zum Theil von den Follikelepithelzellen, unter Zugrundegehen der Dotterhaut, aufgenommen wird. Die Follikelzellen vermehren sich dadurch und hypertrophiren. Alsdann dringen auch Leukocyten in den Dotter ein und vollenden dessen Zerstörung. Schliesslich bilden die hypertrophischen Follikelzellen und die Leukocyten (Phagocyten) ein embryonales Gewebe, das sich in Bindegewebe umwandelt. — Nach Giacomini findet die Rückbildung der Eier bald mehr durch einfache Atrophie, bald mehr unter dem zerstörenden Einfluss des Follikelepithels und der Elemente der *Theca folliculi* statt. (Die Arbeit von Mingazzini war mir nicht zugänglich.)

d) Transport des Eies nach aussen. Das Ei nach der Ablage.

d) Transport des Eies nach aussen. Das Ei nach der Ablage.

Was den Transport des Eies durch die Bauchhöhle bis zum *Ostium abdominale tubae* anlangt, so erfolgt derselbe hauptsächlich durch Flimmerzellen, die auf der Innenfläche der Bauchwand besondere Strassen bilden. Die besonderen, die Aufnahme der Eier begünstigenden, in der Anordnung der Tubenöffnung gelegenen Momente sind bei der Anatomie des Eileiters zu schildern. Im Eileiter, bis zum Uterus, sind es auch wieder Flimmerzellen, die das Ei vorwärts bewegen, während die Drüsenzellen es mit der Gallerthülle umgeben. Aus dem Uterus schliesslich werden die Eier durch Muskelcontractionen nach aussen entleert.

Das abgelegte Ei zeigt vor der Befruchtung als eine neue Erscheinung vor Allem die sogenannte *Fovea germinativa* (M. Schultze; Keimpunkt, v. Baer. Cicatricula), die eine bei *Rana esculenta* sehr ausgedehnte, bei *Rana fusca* sehr kleine helle Stelle auf dem dunkeln Eipol darstellt. Sie kommt zu Stande dadurch, dass an dieser Stelle die oberflächliche Pigmentschicht durch das an die Peripherie gerückte Keimbläschen (mit seiner umgebenden Flüssigkeitszone) verdrängt wird. Bei *Rana esculenta* findet O. Hertwig die Fovea schon im Ovarialei; in ihrem Grunde liegt alsdann das Keimbläschen. Aber auch nachdem dieses sich in die Richtungsspindel umgewandelt hat, bleibt die Verdrängung des Pigmentes bestehen, und die helle Stelle giebt somit den Ort an, an dem die Richtungsspindel liegt. In dem stark pigmentirten Ei von *Rana fusca* kommt die Pigmentverlagerung nur an einer ganz kleinen Stelle, da, wo die Spindel liegt, zur Anschauung (O. Schultze).

Entsprechend dieser *Fovea germinativa* findet also noch innerhalb des mütterlichen Körpers die Abschnürung des ersten Richtungskörperchens statt; O. Schultze konnte das letztere noch an abgelegten Eiern von *Rana fusca* im Bereich der Fovea liegend finden. Dicht neben ihm tritt, ebenfalls im Gebiet der Fovea, nach der Befruchtung das zweite Richtungskörperchen auf, dessen Bildung O. Schultze am lebenden Ei direct beobachtete. Es zeigt sich schon

sehr bald, längstens aber im Laufe der ersten halben Stunde nach der Befruchtung, als ein zweites weisses Körperchen in der Fovea, das sich ablöst und dann zusammen mit dem ersten im Bereiche der Fovea (in dem gleich zu schildernden Perivitellin) liegt. Auf die genaueren Vorgänge bei der Bildung der Richtungskörperchen, sowie auf die bei der Befruchtung soll hier nicht mehr eingegangen werden.

Dagegen ist die Drehung des abgelegten Eies noch kurz ins Auge zu fassen. Diese Drehung erfolgt in der Weise, dass der weisse Pol sich nach unten, der schwarze nach oben einstellt, also entsprechend der verschiedenen Schwere der beiden Eihälften. Die Drehung erfolgt innerhalb der Dotterhaut, die ja mit der innersten Schicht der Gallerthülle fest verbunden ist (siehe S. 329). Auch das unbefruchtete Ei macht unter normalen Verhältnissen nach der Ablage die gleiche Drehung durch, doch in sehr viel langsamerem Tempo als das befruchtete Ei. Den Grund dieser Erscheinung sieht O. Schultze darin, dass erst nach der Befruchtung eine starke Absonderung von Perivitellin zwischen der Dotterhaut und dem Eikörper stattfindet. Diese Flüssigkeit, die O. Schultze zum grössten Theil auf Kosten des aus dem Keimbläschen ausgetretenen Kernsaftes setzt, sammelt sich rings um den Eikörper in dünner Schicht an, und bildet nach O. Schultze gewissermaassen das Oel, „das die Maschine schmiert", d. h. die Reibung zwischen der Oberfläche des Eikörpers und der Dotterhaut aufhebt und dem ersteren die Drehung gestattet. Auf Grund der gleichen Anschauung erklärt O. Schultze das Ausbleiben der Drehung im Eierstocksei (wenigstens zum Theil) sowie ihr langsames Auftreten im abgelegten unbefruchteten Ei. Denn an befruchteten Eiern wird schon in der ersten Viertelstunde eine verhältnissmässig grosse Quantität Perivitellin ausgeschieden, an unbefruchteten Eiern in längerer Zeitdauer nur eine geringe Menge.

Die Drehfähigkeit ist auch von der normalen Quellung der Gallerthülle abhängig. Wird diese künstlich durch Zusatz einer nur sehr geringen Wassermenge sehr beschränkt, so tritt auch nach der Befruchtung unter dem Drucke der Hülle keine Drehung ein (Pflüger).

2. Der Eileiter.

2. Der Eileiter (Oviductus, Müller'scher Gang).

Der Eileiter jeder Seite stellt einen durch die ganze Länge der Leibeshöhle sich erstreckenden, beim erwachsenen Weibchen ausserordentlich langen und daher vielfach geschlängelten Gang dar, dessen vorderes Ende (*Ostium abdominale*) in die Pleuroperitonealhöhle, dessen hinteres Ende (*Ostium cloacale*) in die Cloake sich öffnet. Jeder Eileiter bildet, soweit sein Lumen in Betracht kommt, ein selbständiges Rohr, von seiner vorderen bis zu seiner hinteren Oeffnung. An jedem Eileiter sind zunächst zwei Hauptabschnitte zu unterscheiden, ein sehr viel längerer, aber zugleich engerer vorderer, die Tuba oder der Eileiter kurzweg, und ein sehr viel kleinerer, aber weiterer hinterer, der meist den Namen Uterus führt.

Functionell unterscheiden sich beide Abschnitte dadurch, dass die Tuba die Bestimmung hat, die „im Gänsemarsch" durch sie hindurchpassirenden Eier mit

den Gallerthüllen zu umgeben, während der Uterus die Eier sammelt, um sie dann auf ein Mal nach aussen zu entleeren. Er ist also das eigentliche **Gebärorgan**. Dieser verschiedenen Bestimmung entspricht auch der Bau beider Abschnitte. Eine Eigenthümlichkeit der Tube, die mit ihrer Function aufs innigste zusammenhängt, ist ihre enorme Quellbarkeit in Wasser; aus einem mit geöffnetem Bauch in Wasser geworfenen Weibchen (etwa im Frühjahr vor der Eiablage) quellen die Eileiter in Form grosser Gallertklumpen heraus. Die Eileiter eines Frosches liefern durchschnittlich ein Liter Gallertmasse; ihr Gewicht in frischem Zustande war in einem Falle 9,6 g, nach dem Aufquellen dagegen 1084 g, sie können also 1074,4 g Wasser aufnehmen. Durchschnittlich kommen auf 1 g Eileiter 113 g (also mehr als das hundertfache Gewicht) Wasser (Boettcher).

Die Länge der Tube bestimmte ich bei einem Weibchen von *Rana fusca*, dessen Rumpflänge 7,5 cm betrug, im Februar auf 60 cm. Die Länge des Uterus ist etwa 1,5 cm.

Die Tuba ist ein dünnkalibriges Rohr, an dem auch wieder zwei Abschnitte zu unterscheiden sind. Mit Rücksicht auf ihr Verhalten können diese als *Pars recta* und *Pars convoluta* bezeichnet werden.

Die *Pars recta* bildet den kurzen (1,5 bis 2 cm langen) Anfangsabschnitt, der ganz besonders dünne Wandung, weiteres Kaliber und einen gestreckten Verlauf besitzt. Er liegt in dem *Recessus anterior* der Pleuroperitonealhöhle, der *Pars vertebralis* des *M. transversus abdominis* eng angeschmiegt. Entsprechend der Anordnung dieses Muskels, der den *Recessus anterior* der Pleuroperitonealhöhle vorn kuppelförmig abschliesst, umzieht die *Pars recta* des Oviductes den vorderen Umfang der Lungenwurzel derartig, dafs ihr trichterförmig erweiterter Anfang mit dem *Ostium abdominale* ventral von dem vorderen Umfang der Lungenwurzel liegt, das *Ostium abdominale* selbst also in der Hauptsache caudalwärts blickt. Der Anfangstheil des Oviductes liegt somit an der Dorsalfläche des Theiles des *M. transversus*, der auf die Ventralfläche des Pericardiums ausstrahlt, in dem Winkel zwischen dem Muskel und dem Pericardium selbst, und dabei dem lateralen Umfang des Herzbeutels eng angelagert. Vom *Ostium abdominale* an zieht die Tube erst eine kurze Strecke weit vorwärts, biegt dann, immer dem *M. transversus* anliegend, dorsalwärts um und läuft schliefslich caudalwärts über die Ventralfläche des Theiles des Muskels, der an den Oesophagus ausstrahlt. Bis zum hinteren Rande der *Pars vertebralis* des *M. transversus abdominis* ist die Tube gestreckt, d. h. ohne seitliche Schlängelungen; vom Hinterrande des Muskels aus tritt sie auf die *Membrana subvertebralis* und geht in die stark geschlängelte *Pars convoluta* über.

Eine besondere Betrachtung erfordert noch das Verhalten des

Ostium abdominale, das etwas trichterförmig erweitert ist. Da das Anfangsstück der Tube nicht allseitig frei, sondern dem *M. trans-*

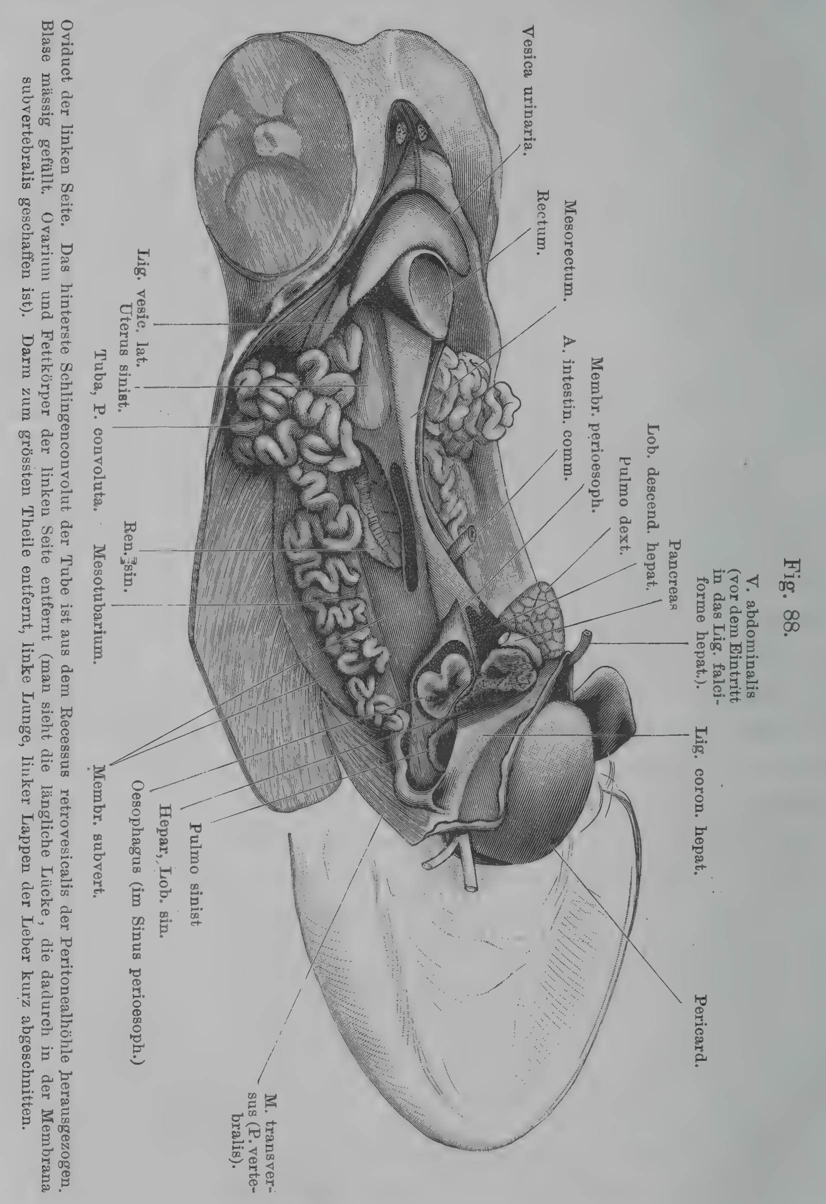


Fig. 88.

Oviduct der linken Seite. Das hinterste Schlingenconvolut der Tube ist aus dem Recessus retrovesicalis der Peritonealhöhle herausgezogen. Blase mässig gefüllt. Ovarium und Fettkörper der linken Seite entfernt (man sieht die längliche Lücke, die dadurch in der Membrana subvertebralis geschaffen ist). Darm zum grössten Theile entfernt, linke Lunge, linker Lappen der Leber kurz abgeschnitten.

versus abdominis sowie der lateralen Wand des Pericardiums eng angelagert ist, so geht hier, d. h. am ventralen und am medialen Umfang des Ostium das Peritoneum von caudal her kommend glatt in

die Auskleidung der Tube über, ohne dass sich der Rand des Ostiums irgendwie bemerkbar macht. Ein scharfer vorspringender Rand des *Ostium abdominale tubae* besteht nur lateral, d. h. nur hier hebt sich die Wand der Tube von den Wänden des *Recessus anterior* der Pleuroperitonealhöhle ab. Dieser scharfe laterale Rand des *Ostium abdominale tubae* geht caudalwärts in den freien Rand des *Ligamentum coronarium hepatis* über. Das genannte Band selbst besitzt ebenfalls eine wichtige Beziehung zu dem *Ostium abdominale tubae*: es beginnt gerade an dem Ostium und bildet den dorsalen Umfang desselben, oder mit anderen Worten: das *Ostium abdominale* öffnet sich von cranial her auf die Ventralfläche des *Ligamentum coronarium hepatis* (Fig. 88). Der scharfe, cranial- und lateralwärts blickende Rand des *Ligamentum coronarium hepatis* bildet zugleich, indem er sich ventralwärts umbiegt, eine laterale Begrenzung des *Ostium abdominale tubae.* In Folge dieser Anordnung wird durch Herzbeutel, Leber und *Ligamentum coronarium hepatis* eine Rinne gebildet, die *Rima hepatica transversa* (Nussbaum), die die in die Bauchhöhle entleerten Eier zu dem *Ostium abdominale tubae* hinzuleiten vermag. In dem vordersten seitlichen Theile des *Ligamentum coronarium hepatis* (*Ligamentum triangulare hepatis*, Nussbaum) laufen longitudinale glatte Muskelfasern und elastische Fasern (Nussbaum).

Die *Pars recta tubae* liegt der *Pars vertebralis* des *M. transversus abdominis* eng an, retroperitoneal.

Am Hinterrande der *Pars vertebralis* des *M. transversus* beginnt die *Pars convoluta* der Tube, die in Anfangs spärlichen, dann aber ausserordentlich zahlreichen engen Windungen ventral von der *Membrana subvertebralis* caudalwärts zieht. Der vordere nur leicht geschlängelte Theil liegt vor und lateral von der Niere; das sehr dichte hinterste Schlingen-Convolut reicht über das hintere Nierenende hinaus caudalwärts und lagert sich bei sehr starker Entwickelung theilweise sogar zur Seite des Rectums in den *Recessus retrovesicalis* der Pleuroperitonealhöhle ein. In ihm ändert sich allmählich die Gesammtrichtung des Rohres: dasselbe wendet sich medial- und cranialwärts und mündet ventral von der hinteren Nierenspitze in das hier gelagerte Anfangsstück des Uterus ein. Die Einmündung erfolgt an der ventralen Wand des Uterus, unter schräger Durchbohrung derselben.

In ihrem Aussehen unterscheidet sich die *Pars convoluta* der Tube von der *Pars recta.* Ihr Kaliber ist enger, die Wandung dicker. Meist ist sie von weisser Farbe (dadurch auch von den Darmschlingen leicht unterscheidbar).

Der mit der Jahreszeit wechselnde Functionszustand beeinflusst das Aussehen dieses Tubenabschnittes sehr erheblich. Vor der Brunst und zur Zeit derselben, aber vor der Eiablage, ist die Wandung sehr dick, gequollen, daher das ganze Convolut sehr voluminös, von glasigem Aussehen. Einlegen in Wasser hat ein enormes Aufquellen des Eileiters zur Folge. Nach der Eiablage ist er sehr dünn, unscheinbar, die Quellungsfähigkeit ist verschwunden, und schon nach einigen Tagen nimmt er eine gelbe Färbung an, die auf die Ablagerung von Fett in die Drüsenzellen zurückzuführen ist. Die Wiederherstellung des ursprünglichen Verhaltens beginnt schon bald nach der Laichzeit, ist eine allmähliche und schon in dem der Brunst vorhergehenden Winter (bei *Rana fusca*) zum grössten Theil vollendet.

Die *Pars convoluta* der Tube ist an einem Mesotubarium befestigt, dessen Ursprungslinie (Radix) an der dorsalen Leibeshöhlenwand erheblich kürzer ist als das Rohr selbst. Sie beginnt vorn am Hinterrand der *Pars vertebralis* des *M. transversus*, zieht in longitudinaler Richtung lateral von der Niere caudalwärts über die *Membrana subvertebralis*, tritt dann medialwärts über die lose Partie der *Membrana subvertebralis*, die das hintere Nierendrittel bedeckt und läuft auf den cranialen Theil des Uterus aus. Somit giebt sie nur im grossen Ganzen die Verlaufsrichtung der Tube an. Das Mesotubarium ist vorn niedrig und wenig gefaltet, nach hinten hin wird es höher; am höchsten und am stärksten gefaltet ist die Partie im Gebiete des hinteren Nierendrittels. Sie trägt an ihrem freien Rande das dichteste Schlingenbündel. Das Endstück der Tube, das zum Uterus aufsteigt, liegt in dem caudal und etwas medial blickenden scharfen Rande, mit dem das Mesotubarium überhaupt aufhört und der eben wegen dieser Einlagerung nicht ohne Weiteres deutlich ist (s. Fig. 90). Vorn liegen die beiden Platten des Mesotubariums basal eng an einander und weichen erst an der Tube selber etwas aus einander. Ausserdem findet ein stärkeres Auseinanderweichen beider Platten in dem hinteren quer verlaufenden Abschnitt des Mesotubariums statt, wo Gefässe ein- und austreten.

Die Arterien der Tube stammen aus den *Aa. ovaricae*; die Venen gehen in die *V. Jacobsonii*, gehören also dem Gebiete des Pfortaderkreislaufes der Niere an.

Der Uterus stellt den stark erweiterten Endabschnitt des Oviductes dar, in dessen vordersten Theil das sehr viel dünnere Tubenrohr, deutlich abgesetzt, einmündet. Die Mündung findet sich an der ventralen Wand des Uterus, die schräg durchbohrt wird, da das Ende der Tube eine caudo-craniale Verlaufsrichtung besitzt, die sich somit mit der Uterusaxe spitzwinklig schneidet. Auf diese Weise kommt an der Innenfläche der Ventralwand des Uterus eine lippenförmige Umsäumung der Tubenmündung an deren caudalem Umfang zu Stande, die offenbar ventilartig wirkt.

Am weitesten ist der Uterus vorn, an seinem cranialen Anfang; caudalwärts, gegen die cloacale Mündung hin, verengt er sich beträchtlich. Beide Uteri sind durchaus selbständig, wenn auch ihre medialen Ränder dicht neben einander verlaufen und namentlich kurz vor der Einmündung in die Cloake sich eng an einander legen. Niemals

findet eine Durchbrechung der Wandungen statt. Durch eine schmale, aber besonders feste quere Brücke sind die vordersten Abschnitte beider Uteri mit einander verbunden. Jeder Uterus mündet für sich auf einer *Papilla uterina* der dorsalen Cloakenwand aus. Beide Papillen liegen dicht neben einander. Dass eine Asymmetrie der Mündungen besteht, so dass die eine Oeffnung weiter vorn liegt als die andere, wie Wiedersheim angiebt, fand ich in speciell darauf beachteten Fällen bestätigt.

Der vorderste Theil des Uterus jeder Seite liegt ventral von dem hinteren Nierenende, von ihm theils durch einen Theil des *Sinus subvertebralis*, theils durch den *Recessus utero-renalis* der Peritonealhöhle getrennt, weiterhin lagern sich beide Uteri dorsal vom Rectum an die dorsale Wand der Leibeshöhle. Ihre Endabschnitte sind dem Rectum eng angelagert und an diesem durch bindegewebige Fäden befestigt.

Die Wandung des Uterus ist dünner als die der Tube. Ausserhalb der Brunst ist der Uterus unansehnlich; durch die Anfüllung mit Eiern erreicht er enorme Dimensionen und fast kugelige Gestalt; das viel dünnere Tubenende setzt sich dann sehr scharf von ihm ab. Ein Rückstauen der Eier in die Tube wird offenbar durch die oben erwähnte Lippenbildung verhindert. Durch die stark erweiterten, mit Eiern gefüllten Uteri wird das Rectum ventralwärts verschoben; im Gegensatz zu dem Verhalten bei stark gefüllten Eierstöcken: hier ist das Rectum dorsalwärts verdrängt, und beide Eierstöcke kommen ventral von ihm zur Berührung (s. Fig. 30 a. S. 79).

Der Uterus wird nicht mehr durch ein Mesenterium an der *Lamina subvertebralis* befestigt, sondern liegt retroperitoneal; er blickt mit seiner Dorsalfläche in den *Sinus subvertebralis*, mit dem grössten Theil seiner Ventralfläche in die Peritonealhöhle. Die *Membrana subvertebralis*, in die er eingeschaltet ist, tritt von dem *M. transversus* her an seinen lateralen Rand heran, überzieht die Ventralfläche und hebt sich in der Nähe des medialen Randes wieder von derselben ab, um dann in die *Lamina mesorectalis* umzubiegen (Fig. 86, 88, 90). Caudalwärts behält die Ventralwand des Uterus ihre peritoneale Bekleidung bis kurz vor der Einmündung des Uterus in die Cloake. Auch von der caudalen Grenzlinie aus tritt das Peritoneum zum Dorsalumfang des Rectums herüber. Die Partien der Ventralwand des Uterus, von denen sich das Peritoneum abhebt, werden von Lymphsinus bespült (*Sinus mesorecti*, *Sinus pelvicus*). Fäden, die den *Sinus pelvicus* durchsetzen, verbinden die Uteri mit dem Rectum. Am cranialen Umfang verhält sich das Peritoneum eigenthümlich. Nachdem es sich von der Ventralfläche der Niere auf der Grenze zwischen dem mittleren und dem hinteren Drittel abgehoben hat, tritt es zur Dorsalfläche des Uterus, nahe dem vorderen Rande desselben und überzieht die Dorsalfläche bis zum vorderen Rande, um dann erst frei werdend in das Mesotubarium überzugehen. So ent-

steht zwischen dem vordersten Theil des Uterus und dem hinteren Theil der Niere ein peritonealer *Recessus utero-renalis.* Die Befestigung des Peritoneums an der Dorsalfläche des vordersten Uterusabschnittes ist eine sehr lose.

Von der Ventralwand des Uterus ist das Peritoneum vorn, in der Umgebung der Tubenmündung, wo das Mesotubarium von lateral her auf den Uterus tritt, in weiterem Umfange abgehoben; eine andere entsprechende Stelle liegt etwas dahinter, wo, ebenfalls von lateral her, das Ursprungsgebiet des *Ligamentum vesicale laterale* auf die Ventralwand des Uterus übergreift (Fig. 90).

Die Arterien des Uterus stammen von verschiedenen Quellen. Eine *A. uterina anterior* wird von der hintersten *A. ovarica* abgegeben, sie anastomosirt mit der *A. uterina medialis dorsalis* aus der *A. mesenterica posterior.* Dazu kommt eine *A. uterina posterior lateralis* (aus der *A. iliaca communis*), die mit einem Aste der *A. pudenda anterior* (aus der *A. glutaea*) anastomosirt. Die Venen des Uterus gehen in der Hauptsache zu den Venen des Ovariums; das Uterusblut scheint also der Hauptmasse nach direct in die *V. cava posterior* zu fliessen (s. Theil II, S. 420).

Im Gebiete der Uterusmündung an der dorsalen Cloakenwand liegt (jederseits) ein Ganglion, das von Weidenbaum beschrieben worden ist und, nach dem genannten Autor, einen Einfluss auf die Uteruswandung besitzt, der Art, dass es den normalen Geburtseintritt auslöst.

Bau des Oviductes.

Bau des Oviductes.

Der Bau des Oviductes von Rana ist kürzlich durch Lebrun in einer ausgezeichneten Abhandlung behandelt worden, und ich gebe im Nachfolgenden hauptsächlich die Lebrun'schen Befunde wieder. Frühere Untersuchungen über die *Pars convoluta tubae* stammen von Boettcher, Neumann und Grunau, Hebold, Loos, Stüve, Hoyer.

Die einzelnen Abschnitte des Oviductes unterscheiden sich in ihrem Bau nicht unerheblich von einander.

1. *Pars recta tubae.* Die Wand der vordersten Portion der Tube ist dünn und durchscheinend, gegen das Lumen springt sie mit einer Anzahl longitudinaler Falten vor. Sie besteht aus zwei eigenen Lagen, dem Epithel und dem *Stratum proprium*, denen sich, soweit das Rohr in die Pleuroperitonealhöhle blickt, noch das Peritonealepithel zugesellt. Das Epithel ist ein einschichtiges cylindrisches Flimmerepithel, das sich von dem Umfange des *Ostium abdominale tubae* auch auf das Peritoneum der Umgebung fortsetzt. Drüsen fehlen in diesem Abschnitte vollkommen. Das *Stratum proprium* besteht aus Bindegewebe, dem aber auch glatte Muskelfasern eingelagert sind. Der Verlauf der letzteren ist ziemlich unregelmässig, schief, in der Hauptsache aber mehr longitudinal als transversal, so dass sie wohl durch Verkürzung des trichterförmigen Anfangsstückes der Tube eine Erweiterung des *Ostium abdominale* bewirken können. Das Peritonealepithel ist auf dem trichterförmigen Anfangsstück niedriges Flimmerepithel, weiterhin, wo das Rohr sich verjüngt, das gewöhnliche platte Peritonealepithel.

2. *Pars convoluta.* Die Wandung der *Pars convoluta* ist erheblich dicker als die der *Pars recta*, was hauptsächlich durch eine sehr dicke Drüsenlage bedingt ist. Zu unterscheiden sind: das Epithel, von dem die Drüsen ausgehen, ein *Stratum proprium*, dessen innere Partie ganz in ein *Stratum glandulare* mit sehr geringer Entwickelung des bindegewebigen Grundgerüstes

verwandelt ist, und das Peritonealepithel, das nur an dem schmalen Streifen, wo das Mesotubarium ansetzt, fehlt.

Gegen das Lumen des Canales erhebt sich die Schleimhaut zu einer grossen Anzahl longitudinal neben einander verlaufender, durch Dehnung ausgleichbarer schmaler Falten, zwischen denen Rinnen bleiben. In den Rinnen finden sich in einfacher Reihe hinter einander die Mündungen der schlauchförmigen Drüsen, durch kleine Querfältchen getrennt.

Das Epithel, das die Falten bekleidet, ist ein einfaches cylindrisches Flimmerepithel, untermischt mit einigen echten Becherzellen. Die Falten bilden somit, wie Lebrun es ausdrückt, „*bandes motrices*", Transportstrassen, auf denen die Eier durch die Tube hindurch befördert werden. Während des Durchganges der Eier durch die Tube wandeln sich auch einige der Flimmerzellen in secernirende Zellen um und ergiessen ihr Secret in das Tubenlumen.

Die Drüsen, die in die Rinnen einmünden und somit radiär um das Canallumen herum gestellt sind, sind meist einfach tubulös, doch kommt auch Theilung des Schlauches vor. Sie stehen ganz dicht neben einander, so dass nur wenig trennendes Bindegewebe zwischen ihnen bleibt. Auf dem Querschnitte sind sie polyëdrisch, fünf- oder sechseckig. Aussen werden sie von einer *Membrana propria* umgeben. Die auskleidenden Zellen sind hohe Elemente, die radiär um die Axe des Lumens herum gestellt sind, doch derartig schief, dass das freie Ende sich zugleich gegen die Drüsenmündung hinkehrt. In der Richtung der Längsaxe der Drüse sind sie nicht sehr dick, auf dem Querschnitte erscheinen sie dreieckig, mit gegen das Drüsenlumen gekehrter Spitze und stark verbreiterter Basis. Nahe derselben liegt der Kern der Zelle. Im Innern der Zelle ist im Uebrigen ein fädiges Gerüst zu constatiren, das nach einem oberhalb des Kernes gelegenen Centrum orientirt ist. Das „Centrum" selbst wird durch ein dichteres Reticulum gebildet. In den Zwischenräumen zwischen dem fädigen Gerüst lagert sich das Secret (Mucin) in Form von polyëdrischen Körpern (Colloidkugeln, Neumann) ab, die allerdings nur bei geeigneter Behandlung sichtbar sind, bei Wasserzusatz aber zu einer homogenen Masse zusammenfliessen. Die Ablagerung erfolgt fast durch das ganze Protoplasma, ohne dass die Secretmasse irgendwie begrenzt wäre. Zur Zeit der Brunst sind die Drüsenzellen stark vergrössert (was das Anschwellen der ganzen Tube zur Folge hat) und mit Secret überladen. Auf die lange Dauer, während der die Tubendrüsen Zeit haben, das Secret allmählich zu produciren, führt Lebrun die im Ganzen spärliche Vascularisirung der Tubenwand zurück. Die Zellen sind allseitig von einer Membran umgeben, besitzen also keine präformirte Oeffnung. (Lebrun hält auch die vielfach gebrauchte Bezeichnung Becherzellen für die Eileiterdrüsenzellen für unstatthaft.)

Die Ausstossung des Secretes aus der Zelle erfolgt dadurch, dass die Membran an dem freien Ende der Zelle einreisst. Das Secret tritt dann zunächst in das Drüsenlumen und von hier in das Lumen der Tube, wo die den einzelnen Drüsen entstammenden Secretmassen zusammenfliessen. Die Ausstossung des Secretes beginnt in dem Anfangstheile der Drüse und setzt sich von hier auf den Fundus fort. Es kommt vor, dass einzelne Zellen den Zeitpunkt der Secretentleerung verpassen und somit später noch im gefüllten Zustande sich repräsentiren.

Nach der Entleerung des Secretes verkleinern sich die Drüsen erheblich, das Bindegewebe zwischen ihnen erscheint verdickt. Die Zellen selbst sind natürlich auch stark verkleinert und zunächst an ihrem freien Ende offen. Bald

nach der Entleerung erscheinen in den Zellen: 1. in Hämatoxylin färbbare Granula, und 2. Fett. Die Körner werden, wenigstens zum grossen Theil, aus der offenen Zelle in das Drüsenlumen entleert, und so weggeschafft (Lebrun); dann bildet sich eine neue Zellmembran, die die Zelle gegen das Drüsenlumen hin abschliesst. (Noch 20 Tage nach der Eiablage fand Lebrun fast alle Zellen offen.) Das Fett erscheint schon zwei bis drei Tage nach der Eiablage, und seiner Ansammlung in den Drüsenzellen verdankt der Eileiter die gelbe Farbe, die er nach der Brunst besitzt. Etwa einen Monat später ist das Fett noch vorhanden; es wird dann durch Resorption aus der Zelle entfernt. Von einer „Fettdegeneration“ kann nach Lebrun nicht gesprochen werden; dieselbe Zelle ist im Stande, den Secretionsact wiederholt durchzumachen.

Wann die Wiederherstellung der alten Zellstructur und die Wiederansammlung von Secret beginnt, lässt sich mit Genauigkeit noch nicht angeben; Stüve fand schon einige Wochen nach der Laichzeit die Drüsenzellen wieder mit den Secretmassen erfüllt.

(Nach der neuesten Darstellung, von Ellermann, sind die von Lebrun beschriebenen Granula nur eine Vorstufe des Schleimes und wandeln sich dann in die grossen polyëdrischen Körper um. Ueber die Schleimsecretion siehe auch Hoyer.)

Das *Stratum proprium* der Tubenschleimhaut ist zwischen den Drüsenschläuchen sehr spärlich entwickelt und hier auch sehr wenig vascularisirt. Aussen von den Drüsen bildet es eine zusammenhängende, doch nicht sehr dicke Lage, die aus Bindegewebe mit etwas reichlicheren (namentlich zur Zeit der Brunst stärker entwickelten) Gefässen besteht. Glatte Muskelelemente sind in grösserer Anzahl jedenfalls nicht vorhanden; das Vorkommen einiger verstreuter longitudinal gelagerter Muskelzellen will Lebrun nicht ganz ausschliessen, doch sind auch sie zweifelhaft.

Die Blutgefässe bilden, nach C. Langer, zunächst ein oberflächlich gelagertes Netz, dessen Maschen die Enden der Drüsenschläuche umgreifen. Von den Knotenpunkten aus dringen Capillaren zwischen die Drüsen, hängen in halber Höhe der Drüsen noch einmal durch Anastomosen unter einander zusammen und bilden dann ein subepitheliales Netz, dessen Maschen die Drüsenmündungen umgreifen. Die Vertheilung der Lymphgefässe geschieht nach demselben Schema; an jedes Blutgefäss ist nur ein Lymphröhrchen angeschlossen. Sie münden in den *Sinus subvertebralis*.

Das Peritonealepithel besteht aus den gewöhnlichen platten polygonalen Elementen.

3. Uterus. Die Wandung des Uterus ist wieder viel dünner als die der *Pars convoluta tubae* und ist von dieser sehr verschieden. Sie besteht aus: *Tunica mucosa* und *Tunica muscularis*; auf diese folgt theils das Peritonealepithel, theils Endothel von Lymphsinus. Die *Tunica mucosa* setzt sich aus Epithel und *Stratum proprium* zusammen.

An der Schleimhaut sind zwei verschieden gebaute Zonen zu unterscheiden. Die erste, kleinere, wird durch die Umgebung der Tubenmündung repräsentirt: hier finden sich radiär von der Tubenmündung ausstrahlende, mit flimmerlosem Epithel bekleidete Falten, zwischen denen besondere Drüsen ausmünden. Diese unterscheiden sich von den Tubendrüsen dadurch, dass sie länger und gewunden sind und zwei Zonen erkennen lassen, eine innere mit granulirten Zellen ohne Secretmassen und eine äussere, deren Zellen den Charakter der Zellen der Tubendrüsen besitzen. In dem übrigen, bei Weitem grössten Abschnitte des Uterus fehlen

Drüsen; sein Epithel ist ein einschichtiges Flimmerepithel, dem Becherzellen eingestreut sind. Die Schleimhaut ist hier in Längsfalten gelegt, die nach dem Uterusausgange hin höher werden, im Uebrigen mit dem Füllungszustande wechseln.

An dem hintersten Abschnitte des Uterus, d. h. an der *Papilla uterina*, hat Lereboullet eigenthümliche follikelähnliche Gebilde gefunden, die er als mit Zellen gefüllte Säckchen beschreibt. Ihre Bedeutung bleibt zu ermitteln.

Unter dem Epithel liegt eine Blutgefässe führende Bindegewebslage als *Stratum proprium* der Schleimhaut; ihr folgt die dünne *Tunica muscularis*, in der die Verlaufsrichtung der Muskelstränge hauptsächlich die longitudinale ist, und schliesslich das Peritonealepithel resp. das Endothel der Lymphsinus (siehe auch Cloake).

Ueber das Ganglion an der Uterinmündung s. S. 342.

Function des Oviductes.

Function des Oviductes.

Die einzelnen Abschnitte, die der Oviduct erkennen lässt, sind wie nach ihrem Bau, so auch nach ihrer functionellen Bedeutung verschieden. Die *Pars recta tubae* bildet das Eingangsrohr für die Eier, die *Pars convoluta tubae* ist der Abschnitt, in dem sie mit den Gallerthüllen umgeben werden, und der Uterus schliesslich stellt einen dünnwandigen Sack dar, der als vorläufige Sammelstätte für die Eier dient, und die letzteren dann durch Contraction der musculösen Elemente seiner Wandung ausstösst. Die Aufnahme der Eier durch das *Ostium abdominale tubae* erfolgt vor Allem unter dem Einflusse der Flimmerbewegung, die von den Flimmerzellen des Peritoneums ausgeht. (Die genauere Vertheilung derselben siehe beim Peritoneum.) Für die Eier, die in den *Recessus anterior* der Pleuroperitonealhöhle fallen (und das ist eine sehr grosse Anzahl), muss aber, da hier Flimmerzellen fehlen, noch ein anderes Moment mit hinzukommen, um die Eier dem *Ostium abdominale tubae* zuzuführen. Nussbaum sieht dasselbe in Contractionen des *M. transversus*, die theils durch Verkleinerung des *Recessus anterior*, theils durch den Einfluss, den sie auf die Lunge und den Anfang der Tube ausüben, die Eier nach dem *Ligamentum coronarium hepatis* hinschaffen. (Auch die Herzcontractionen und die Athembewegungen üben vielleicht eine ansaugende Wirkung nach dieser Gegend aus.) Sind die Eier erst auf das *Lig. coronarium hepatis* gebracht, so werden sie durch die hier befindlichen Flimmerzellen um so sicherer dem *Ostium abdominale tubae* zugetrieben, als die *Rima hepatica transversa* (S. 339) eine unmittelbar dorthin leitende Rinne bildet, und ausserdem durch die glatten längsverlaufenden Muskelfasern im *Ligamentum coronarium hepatis* die Eileiteröffnung der Leber genähert werden kann (Nussbaum). Auch die Flimmerung an den verschiedenen Stellen der Bauchhöhle führt nach der *Rima hepatica transversa* hin. (Spallanzani und Roesel nahmen bei Krötenweibchen vor der Eiablage Bewegungen an dem Bauche wahr. Nach Nussbaum sind das Contractionen des *M. transversus*, die den Transport der Eier aus dem *Recessus anterior* besorgen; Weidenbaum ist geneigt, sie für den Ausdruck von Wehenbewegungen, also von Uteruscontractionen, anzusehen. Siehe S. 346.)

Durch das ganze Tubenrohr hindurch bis zum Uterus werden die Eier vorwärts bewegt durch die Flimmerzellen der Tubenwand. Genauere Angaben hierüber verdanken wir Lebrun. Danach findet zunächst, wenn die Eier in die Tube eintreten, eine Erweiterung des Tubenlumens statt, wobei die Längsfalten

der Schleimhaut mehr oder weniger verstreichen. So kommt es, dass auch die Cilien der Zellen, die auf den Abhängen der Längsfalten stehen, für den Transport des Eies nutzbar werden. Die mit Flimmerzellen besetzten Längsfalten der Schleimhaut bilden also thatsächlich Transportstrassen für die Eier. Diese selbst rollen dabei aber nicht wie unveränderliche starre Kugeln durch das Tubenrohr hindurch, sondern sie verändern ihre Form vielfach, indem sie sich dem Lumen der Tube anpassen, und werden so vorwärts geschoben.

Die Eier gehen „im Gänsemarsch", eins hinter dem anderen, durch das Tubenrohr hindurch. Sobald sie in dieses eingetreten sind, treten auch die Drüsen in Action (auch einzelne Flimmerzellen wandeln sich nach Lebrun in secernirende Elemente um). Die Secretion beginnt an den einzelnen Tubenabschnitten schon, bevor das an der Spitze des Zuges befindliche Ei diesen Abschnitt erreicht hat, so dass die Eier in einen schon fertigen Strang von Secret eintreten. Alsdann werden Eier und Secretmasse gemeinsam vorwärts geschoben, und die Secretmassen der noch folgenden Canalabschnitte fliessen immer mit der schon im Transport befindlichen zusammen. Innerhalb des Secretstranges umgeben sich die Eier sehr bald mit eigenen Hüllen, d. h. es findet eine Zerlegung der einheitlichen Secretmasse in einzelne concentrisch um die Eier sich ablagernde Gallerthüllen statt, die freilich noch unter einander vereinigt bleiben. Der ganze Durchmarsch der Eier durch die Tube erfordert nur eine kurze Zeit. Beim Eintritt in den Uterus geht die Strang- oder Schnurform der eiführenden Secretmasse verloren, es findet eine enge Aneinanderlagerung und Zusammenhäufung aller Eier mit ihren Hüllen statt, und diese neue Anordnung zu einem grossen einheitlichen Eiballen bleibt ja auch bei der Eiablage und nach derselben erhalten. Im Uterus werden die Eier mit ihren Hüllen Anfangs noch in eine gemeinsame, wahrscheinlich dem untersten Tubenabschnitte entstammende Masse eingebettet, die später als solche verschwindet.

Die Differenzirung der Hülle (S. 329) in einzelne Schichten bildet sich schon im Oviduct aus; Lebrun meint, dass die innerste dünne und feste Schicht aus dem vordersten Abschnitte der Tube stammt.

In dem Uterus verweilen die Eier offenbar längere Zeit (Tage lang), auch nachdem alle in ihm angekommen sind. Da der vordere Theil des Uterus besondere Drüsen enthält, so findet wohl auch noch irgend eine Veränderung der Eier, resp. der sie umgebenden Hüllen statt, vielleicht die oben erwähnte Vereinigung zu einem regellosen Haufen. Die Ausstossung der Eier erfolgt durch die Contraction der musculösen Elemente der Uteruswandung und der Cloake; sie kann auch ohne Beihülfe des Männchens erfolgen (S. 291). Auch *Rana esculenta* stösst in der Gefangenschaft die Eier aus dem Uterus aus (S. 293). Was den Eintritt der Geburtsthätigkeit anlangt, so hat Weidenbaum specielle darauf bezügliche Untersuchungen an vielen niederen Wirbelthieren, und so auch an *Rana fusca* angestellt. Seiner Ansicht nach sind es die im Gebiete der Uterinmündungen gelegenen Ganglien, die die Geburtsthätigkeit in Gang bringen. Man müsste danach annehmen, dass die Eier, nachdem sie eine Zeit lang in dem Uterus verweilt haben, allmählich gegen die Uterinmündung hin getrieben werden (durch leichte continuirliche Muskelcontractionen, nach Weidenbaum; vielleicht aber auch durch die Flimmerbewegung), bis das vorangehende in die Mündungspapille eintritt. Das würde dann einen Druck und eine Reizung des Uteringanglions zur Folge haben, durch die die energische Wehenthätigkeit, d. h. Contraction des Uterus angeregt würde. Weidenbaum weist auf die schon von Roesel gemachte Beobachtung hin, nach der sich bei gebärenden Krötenweibchen „Wehen-

bewegungen“ abwechselnd auf beiden Seiten des Leibes bemerkbar machten (s. S. 345). Beide Uteri sollen auch bei Rana nach einander ihre Eier ausstossen, und zwar in Folge der ungleichen Lage der Uterinpapillen, in Folge derer bei maximaler Ausdehnung des einen Uterus der Ausgang des anderen durch Compression verschlossen wird.

Sind die Eier auf natürlichem Wege bis in die Uteri gelangt, so lassen sie sich aus diesen künstlich durch Compression des Bauches des Weibchens entleeren.

4. Hermaphroditismus.

4. Hermaphroditismus.

Schon oben (S. 283) wurde die Thatsache erwähnt, dass bei *Rana fusca* nicht so selten erwachsene Individuen gefunden werden, deren Keimdrüse ein- oder doppelseitig einen zwittrigen Charakter besitzt, sowie dass unter den jung umgewandelten *Ranae fuscae* eine sehr grosse — im Uebrigen nach der Localität verschiedene — Anzahl von Individuen sich findet, die als Hermaphroditen zu bezeichnen sind, später aber, wie mit Sicherheit anzunehmen ist, zu Männchen werden. Es wird sich empfehlen, diese beiden Formen des Hermaphroditismus aus einander zu halten, und den juvenilen transitorischen Hermaphroditismus, dem bei aller quantitativen Variabilität doch der Charakter einer normalen Erscheinung anhaftet, von dem Hermaphroditismus des späteren Lebens zu trennen.

a) Juveniler Hermaphroditismus.

a) Juveniler Hermaphroditismus.

Die Thatsachen, auf die Pflüger die Annahme eines nach Rasse verschiedenen, manchmal aber sehr stark vertretenen Hermaphroditismus bei jungen *Ranae fuscae* gründet, wurden oben (S. 284) im Wesentlichen schon mitgetheilt. Es handelt sich vor Allem um das sehr starke numerische Ueberwiegen des weiblichen Geschlechtes unter den jung verwandelten Fröschen des ersten Jahres, wie es in ganz besonders auffallendem Umfange bei den Fröschen Utrechter Herkunft beobachtet wurde. Da nichts für eine spätere Regulation des Geschlechtsverhältnisses auf anderem Wege, etwa durch stärkere Sterblichkeit des weiblichen Geschlechtes, spricht, so bleibt nichts übrig, als die Annahme, dass ein grosser Theil der scheinbaren jugendlichen Weibchen de facto Hermaphroditen sind, bei denen Anfangs das Eierstocksgewebe sich deutlicher in den Vordergrund drängt, während später unter Resorption des Ovarialgewebes das Hodengewebe mehr hervortritt, und damit das ganze Thier den definitiven männlichen Charakter erhält. Die in der eben recapitulirten Weise

angestellten Beobachtungen und Ueberlegungen führten dann zu dem Schluss, dass der juvenile Hermaphroditismus der *Rana fusca* auffallend stark in Utrecht, sehr viel geringer bei Bonn und fast gar nicht bei Königsberg vertreten ist. Auch für *Rana fusca* von Breslau muss, bei Annahme des Pflüger'schen Gedankenganges, auf Grund der Züchtungsergebnisse von Born ein hoher Grad des juvenilen Hermaphroditismus angenommen werden.

Es erübrigt noch festzustellen, dass die Pflüger'sche Lehre bisher nur auf dem Grunde der Ergebnisse statistischer Erhebungen aufgebaut, dass aber eine definitive Bestätigung durch systematische Untersuchung einer grossen Anzahl von Keimdrüsen junger *Ranae fuscae* aus den fraglichen Gebieten (also vor Allem von Utrecht) bisher nicht gegeben worden ist. In geringem Umfange hat C. K. Hoffmann diesbezügliche Untersuchungen ausgeführt: dabei fand sich unter den Hoden von 20 *Ranae fuscae* des ersten Jahres (aus der Umgebung von Leiden) einer, in dem zahlreiche rudimentäre Eier vorhanden waren. Der andere Hoden des betreffenden Individuums war verloren gegangen.

Ein von Ridewood veröffentlichter Fall von Hermaphroditismus, der auch eine *Rana fusca* des ersten Lebensjahres betreffen soll, findet im nächsten Abschnitte Erwähnung.

b) Hermaphroditismus des späteren Lebens.

b) Hermaphroditismus des späteren Lebens.

Um einen Anhalt dafür zu haben, was als Hermaphroditismus des späteren Lebens zu bezeichnen ist, ist vor allen Dingen von Wichtigkeit, zu wissen, wann normaler Weise der juvenile Hermaphroditismus ausgeglichen ist, d. h. wann die hermaphroditischen Geschlechtsdrüsen sich in ausgesprochene Hoden oder Ovarien verwandelt haben. Auch hierüber liegen nur die Beobachtungen von Pflüger vor, aus denen hervorgeht, dass schon bei 253 Fröschen des zweiten Jahres die Keimdrüsen einen bestimmten Charakter angenommen hatten, und Gleichheit beider Geschlechter vorhanden war. Danach dürfte es zunächst wohl berechtigt sein, schon bei Hermaphroditismus vom zweiten Lebensjahre ab von einem „Hermaphroditismus des späteren Lebens“ zu sprechen, der als abnorme Erscheinung aus der embryonalen und juvenilen Zeit zurückgeblieben ist. Der speciellen Betrachtung der hierher gehörigen Fälle sind einige allgemeine Erörterungen vorauszuschicken.

1. Eine bemerkenswerthe Thatsache, die sich bei der Betrachtung der Hermaphroditismusfälle beim Frosche zunächst aufdrängt, ist die, dass bei Weitem die meisten Fälle *Rana fusca* betreffen. Bis zu einem gewissen Grade mag das von Factoren, die mit der Sache selbst nichts zu thun haben, abhängen (*Rana fusca* ist häufiger untersucht worden), doch scheint nach Friedmann bei *Rana esculenta* die fragliche Abnormität in der That seltener zu sein.

2. Eine zweite allgemeine Erscheinung ist, dass es sich in den meisten Fällen um Männchen handelt, denen gewisse weibliche Charaktere beigegeben waren.

3. In manchen Fällen handelte es sich nur um eine abnorm starke Entwickelung der Müller'schen Gänge, die gewöhnlich beim Männchen sehr rudimentär sind.

4. Von grösserer Wichtigkeit sind die Fälle, in denen die Keimdrüse einen zwittrigen Charakter besass, oder, wie es genannt worden ist, einen Ovotestis darstellte, wobei freilich wohl stets der eine Abschnitt nur unreife oder degenerirte Producte enthielt. Dem oben Gesagten zufolge handelte es sich meist um einen Hoden mit mehr oder minder reichlicher Beigabe von ovarialem Gewebe, das bei stärkerer Ausbildung schon äusserlich sich bemerkbar machte. Gleichzeitige abnorme Vergrösserung der Müller'schen Gänge kommt vor, ist aber nicht untrennbar damit verbunden. Daraus, wie aus Punkt 3, geht hervor, dass ein nothwendiger directer Zusammenhang zwischen Vergrösserung des Müller'schen Ganges und Vorhandensein eines Ovotestis nicht besteht.

5. Ausser bei Fröschen sind Fälle von „Hermaphroditismus" auch bei anderen Anuren (Bombinator, Bufo, Pelobates) beschrieben worden. Das grösste Interesse in dieser Hinsicht hat seit langer Zeit das sogenannte „Bidder'sche Organ" (der „Hodeneierstock") der Kröten in Anspruch genommen, ein Körper, der seinem Bau nach wie ein „rudimentäres Ovarium" erscheint, und bei beiden Geschlechtern (Spengel) am vorderen Ende der Keimdrüse gelagert ist. Trotz vielfacher Untersuchungen ist ein abschliessendes Urtheil über seine Bedeutung noch nicht gewonnen: während es von einer Gruppe von Autoren thatsächlich als rudimentäres Ovarium gedeutet wird, als ein Theil der Geschlechtsdrüsenanlage, der bei beiden Geschlechtern weibliche Entwickelungsrichtung einschlägt, aber in unvollkommenem Ausbildungszustande stehen bleibt, wird es von anderer Seite als ein Organ mit specieller Function aufgefasst, das

bei den Leistungen der Geschlechtsdrüsen irgend eine noch nicht näher anzugebende Rolle spiele. Hierauf einzugehen ist hier nicht der Ort (siehe die Arbeiten von Spengel, Knappe, v. la Valette St. George); bemerkt sei jedoch, dass bei der Unsicherheit, die in Betreff des Bidder'schen Organes der Kröten herrscht, es bis auf Weiteres nicht berechtigt ist, ovariale Partien am Froschhoden kurzweg als „Bidder'sches Organ“ zu bezeichnen. Das Bidder'sche Organ ist bei Bufo auch an einer Zwitterdrüse beobachtet worden (Spengel).

6. Was schliesslich die Auffassung aller dieser Fälle von „Hermaphroditismus“ anlangt, so geben sie Anlass zu verschiedenen Betrachtungen. Sie sind aufgefasst worden als Zeugen dafür, dass die Keimdrüsen der Wirbelthiere ursprünglich einen hermaphroditischen Charakter trugen; sie sind ferner erklärt worden dadurch, dass ontogenetisch die Keimdrüsen bis zu einem gewissen Stadium einen äusserlich indifferenten Charakter besitzen. Nimmt man an, dass dieser indifferente Charakter nicht nur scheinbar, sondern thatsächlich vorhanden ist, und dass der Anstoss zur Differenzirung in einer der beiden speciellen Richtungen erst spät eintritt, so wäre für die hermaphroditischen Drüsen zu folgern, dass der differenzirende Anstoss die verschiedenen Partien der Drüse in verschiedener Weise getroffen hat. Auf der anderen Seite aber steht zur Erwägung, ob nicht schon viel früher, als für die Beobachtung erkennbar ist, die Bestimmung des Geschlechtes stattgefunden hat. Schliesslich ist aber, wie Bonnet hervorhebt, die Bezeichnung Hermaphroditismus für die hier zu behandelnden Fälle darum nicht sehr glücklich, weil immer nur das eine der beiden die hermaphroditische Drüse zusammensetzenden Keimstockgewebe wirklich reife Producte hervorbringt. — Näher auf alle diese Fragen einzugehen, ist hier nicht der Ort.

Specielle Fälle.

Ueberblickt man die verschiedenen in der Literatur beschriebenen Fälle, so ergiebt sich, dass man sie in drei Kategorien eintheilen kann, von denen jede wieder gewisse Unterabtheilungen gestattet. Ich möchte unterscheiden: I. Fälle mit Ueberwiegen der männlichen Charaktere auf beiden Seiten; II. Fälle, in denen der Charakter der Genitalien auf beiden Seiten wesentlich verschieden war; III. Fälle mit Ueberwiegen der weiblichen Charaktere auf beiden Seiten.

I. Fälle mit Ueberwiegen der männlichen Charaktere auf beiden Seiten.

Diese Fälle sind bei Weitem die häufigsten, und diese Thatsache lässt sich gut in Einklang bringen mit der im vorigen Abschnitte behandelten Hypothese von Pflüger. Je nach der Art und dem Grade der Beimengung weiblicher Charaktere sind hier wieder verschiedene specielle Fälle möglich und beobachtet.

a) Als die geringste Beigabe weiblicher Charaktere muss es bezeichnet werden, wenn bei sonst normal entwickelten Männchen die Müller'schen Gänge eine besonders starke Entwickelung aufweisen.

Hierher gehören zwei von Milnes Marshall beschriebene Individuen von *Rana fusca.* In dem einen derselben (Fall A) waren beide Hoden normal gestaltet, auch die mikroskopische Untersuchung ergab nur normale Hodenstructur. Daneben waren aber die Müller'schen Gänge sehr stark entwickelt (wenn auch geringer als normaler Weise beim Weibchen), vorn mit einem *Ostium abdominale*, hinten mit einer uterusartigen Erweiterung versehen. Die *Ductus deferentes* normal, mit kleinen Samenblasen. Getrennte Oeffnungen der Müller'schen Gänge und der *Ductus deferentes* in die Cloake. — Der zweite Fall (Fall C) unterscheidet sich von dem ersten nur dadurch, dass der rechte Hoden atrophisch ist und nur durch einen hauptsächlich aus Fett bestehenden Körper repräsentirt wird. *Vasa efferentia* fehlen rechts. Der linke Hoden ist abnorm vergrössert. Fettkörper auf beiden Seiten gross. Müller'sche Gänge auf beiden Seiten stark entwickelt (doch nicht so stark wie in dem vorigen Exemplar); die *Ductus deferentes* beiderseits gleich entwickelt, statt der Samenblasen drüsige Erweiterungen. Dieser Fall vereinigt also zwei Abnormitäten in sich: die starke Entwickelung der Müller'schen Gänge und die Atrophie des einen im Zusammenhang mit Hypertrophie des anderen Hodens (vgl. S. 304, Fall von v. la Valette St. George).

Einen dritten hierher gehörigen Fall beschreibt Sumner von „*Rana virescens*“ (in Minnesota). Beiderseits abnorm stark entwickelte Müller'sche Gänge bei einem Männchen mit normalen Hoden. Die Müller'schen Gänge bleiben hinter der Entwickelung beim Weibchen zurück, sind vorn blind geschlossen, im Uebrigen hohl, mit Mucindrüsen ausgestattet, hinten mit uterusartiger Erweiterung. Auch noch in einem weiteren Falle (der nicht genauer beschrieben wird) hat Sumner abnorm starke Entwickelung der Oviducte bei einem Männchen gefunden.

b) Schon sehr wesentlich anders geartet sind Fälle, in denen sich in den Hoden von sonst normalen Männchen an Stelle von Spermatogonien vereinzelte unreife Eier ohne Dotterkörper und Pigment finden. Vergrösserung der Müller'schen Gänge wird nicht beschrieben. Hier handelt es sich also um ein Auftreten weiblicher Elemente in der Keimdrüse, das als ein geringster Grad von „Hermaphroditismus“ bezeichnet werden kann, im Gegensatz zu den sub a) genannten Fällen, die nur die ausführenden Gänge betreffen.

Als Erster hat wohl Balbiani das Vorkommen von Eiern mit Follikelepithel in Hoden von *Rana fusca* beobachtet und beschrieben; nach ihm hat Born selbständig gefunden, „dass sich gar nicht selten in Froschhoden aller Entwickelungsstufen innerhalb der Hodenschläuche einzelne sogenannte Spermatogonien zu richtigen, wenn auch unreifen Eiern entwickeln". Auch hier hat wohl *Rana fusca* vorgelegen. Bei jungen dreijährigen Männchen von *Rana fusca* aus Utrecht fand Pflüger in mehreren Fällen ausgesprochene Eifollikel in den Hoden. In den Leipziger Fröschen hat, nach Spengel's Mittheilung, Fr. Meyer häufig Hoden mit Ovarialeinschlüssen oder umgekehrt Ovarien mit Hodeneinschlüssen gefunden.

Neuerdings hat Friedmann interessanter Weise auch bei *Rana esculenta* eine Beobachtung gleicher Art gemacht, allerdings nur in einem Falle unter 160 untersuchten Thieren. Hier fanden sich in beiden sonst ganz normalen Hoden eine Anzahl wohl entwickelter $1/4$ bis $1/2$ mm grosser Eier. In einer Anzahl anderer Hoden, ebenfalls von *Rana esculenta*, sah Friedmann „intratubär gelegene Gebilde, die zum mindesten eine grosse Aehnlichkeit mit jungen Eizellen aufweisen". In dem ersterwähnten Falle enthielten die Eier, die in den Samencanälchen lagen und von einem Follikelepithel umgeben waren, im Innern ein Keimbläschen mit amöboiden Fortsätzen, Kernkörperchen und einem Chromatinknäuel. Auch ein als Dotterkern deutbares Gebilde war vorhanden. Der eine Hoden enthielt ausser den wohlentwickelten unreifen Eiern noch drei degenerirte.

c) In einer dritten Gruppe von Fällen waren der Keimdrüse, die in der Hauptsache Hodencharakter trug, ein- oder doppelseitig ovariale Elemente eingesprengt oder grössere Partien ovarialen Gewebes (oft mit Zeichen der Degeneration), äusserlich sichtbar, angefügt, zugleich aber die Müller'schen Gänge abnorm vergrössert. Die Keimdrüse hatte also den Charakter eines „Ovotestis". Hierher gehören Fälle von Latter, Mitrophanow, Marshall (Fall B), Ridewood, Kent, Cole.

Der geringste Grad dieser Abnormität wird wohl durch einen Fall, der von Latter beschrieben ist, repräsentirt. Hier waren bei einer im Allgemeinen als männlich charakterisirten *Rana fusca* die Müller'schen Gänge beider Seiten abnorm stark entwickelt; doch zeigten sie keine Schlingenbildung, waren in ihren vorderen Abschnitten solide, ohne *Ostium abdominale*, hatten hinten aber Andeutungen von Uterus-Erweiterungen (mit Lumen) und verschmolzen mit den *Ductus deferentes*. Diese besassen beiderseits Samenblasen. Der Müller'sche Gang der rechten Seite war schwächer entwickelt als der der linken, und dem entsprach ein asymmetrisches Verhalten der Hoden, von denen der rechte normale Form, aber etwas subnormale Grösse besass, während der linke auffallend gross und durch eine Einschnürung in zwei Hälften getheilt war. Die mikroskopische Untersuchung ergab das Vorhandensein von unreifen Eiern in beiden Hoden. Von den Eiern liegen einige zwischen den Samencanälchen, andere in ihnen. In letzterem Falle schienen die übrigen Elemente des Samencanälchens etwas degenerirt zu sein.

An diesen Fall schliesst sich ein anderer an, der *Rana esculenta* betrifft und von Mitrophanow beschrieben worden ist. (Die Angabe „*Rana viridis*" findet sich als handschriftliche Bemerkung in dem mir vorliegenden Separatabzug, aber nicht im Texte selbst.) Hier waren die Müller'schen Gänge erheblich

stärker entwickelt als in dem vorhergehenden Falle, auch mit zahlreichen Windungen versehen. Zwischen rechts und links besteht eine leichte Asymmetrie: der linke Müller'sche Gang ist noch stärker entwickelt als der rechte. Dementsprechend ist der linke Hoden grösser als der rechte; den linken fasst Mitrophanow als normal gross, den rechten somit als abnorm klein auf. Die Hoden beider Seiten bieten äusserlich nichts Besonderes weiter; im Innern zeigen sie zwischen normalem Hodengewebe, das die Hauptmasse ausmacht, einzeln oder gruppenweise, grosse zellige Elemente, mit grossem Kern, einem Gebilde, das dem Dotterkern entspricht, und aussen mit kleinen Zellen umgeben. Mitrophanow hält es für zweifelhaft, ob sie als „Eier" zu betrachten sind, und nicht vielmehr als indifferente Urgeschlechtszellen. Daneben wurde aber im rechten Hoden auch mindestens ein sicheres Ei gefunden. Und schliesslich fand sich vorn an dem rechten Hoden eine Appendix, bestehend aus *Vasa efferentia* und Samencanälen, die mit grossen homogenen Zellen erfüllt waren, wie im embryonalen Ovarium. Vielleicht entsprach diese Partie einem „Bidder'schen Organ".

Zwei weitere in der russischen Literatur beschriebene Fälle waren mir unzugänglich.

Sehr genau beschrieben ist ein von Marshall beobachteter Fall (Fall B): Individuum von *Rana fusca* mit sonst männlichem Charakter. Beide Keimdrüsen, die in der Hauptsache wie Hoden aussehen, sind etwas grösser als normal und lassen vorn einen kleinen Klumpen von 4 bis 5 rundlichen, pigmentirten, wie Eier aussehenden Körpern erkennen. Ausserdem besitzt der rechte Hoden vorn noch einen besonderen pigmentirten Lappen mit einigen knopfförmigen Vorsprüngen. Die histologische Untersuchung lehrt, dass in beiden Hoden zwischen den Samencanälchen Eier liegen, von denen einige vorn an der Oberfläche als die erwähnten rundlichen Körper sichtbar werden. Der accessorische Lappen am rechten Hoden besteht zum Theil aus normalem Hodengewebe mit reifen Spermatozoen, zum Theil aus ganz degenerirten Eifollikeln (Höhlen mit gewucherter Bindegewebshülle und körnigem, pigmentirtem und zum Theil fettigem Detritus); letztere bilden die Vorsprünge.

Beide Müller'sche Gänge waren nach weiblichem Typus entwickelt (Quellungsfähigkeit, kleine Uteri); die *Ductus deferentes* haben statt der Samenblasen nur geringe Erweiterungen. Die vier Gänge münden getrennt in die Cloake.

Ganz ähnlich lagen die Verhältnisse in dem von Ridewood mitgetheilten Falle, der ein junges Männchen von *Rana fusca* betraf. (Nach Ridewood wäre das Thier erst im ersten Lebensjahre gewesen, dafür erscheinen mir aber die Maasse doch etwas sehr gross: der rechte Hoden war 12 mm lang, 4 bis 5 mm breit und 3 bis 5 mm dick.) Der auffallend grosse rechte Hoden trug vorn-aussen eine kleine, tief pigmentirte ovariale Partie, der linke kleinere war sogar in seiner ganzen äusseren Hälfte in eine tief pigmentirte ovariale Partie differenzirt. Beiderseits voll entwickelte Oviducte (*Ostium abdominale*, Uterus, Quellungsfähigkeit); der linke stärker als der rechte. Die *Ductus deferentes* mit Samenblasen versehen, münden getrennt von den Uteris in die Cloake.

Auch der Fall von Kent gehört wohl hierher. Das Thier (*Rana fusca*), das beiderseits gleich entwickelte Daumenschwielen besass und sich dadurch als Männchen documentirte, fiel zunächst durch einen sehr stark entwickelten Müller'schen Gang auf der rechten Seite auf. Derselbe ist fast so stark ausgebildet wie der des Weibchens, stark geschlängelt, vorn mit einem *Ostium abdominale* ver-

sehen, besitzt aber keine Uteruserweiterung. Linkerseits ist der Müller'sche Gang (der Abbildung nach) auch stärker entwickelt als sonst bei Männchen, doch lange nicht so bedeutend als rechts. Der rechte *Ductus deferens* besitzt keine Samenblase, wohl aber der linke. Die vier Gänge münden gesondert in die Cloake. Dem Verhalten der Gänge entsprechend ist rechterseits auch eine Besonderheit am Hoden zu constatiren: der Hoden war kleiner als links, durch eine Einschnürung in eine vordere und eine hintere Hälfte getheilt, und vorn und aussen sass ihm ein dunkel pigmentirter Körper an, der auf seiner Oberfläche eine Anzahl knopfförmiger Vorsprünge zeigte. Eine histologische Untersuchung dieser äusserlich als Ovarium erscheinenden Partie hat Kent nicht vorgenommen.

Ein letzter Fall ist schliesslich noch von Frank J. Cole kürzlich beschrieben worden. Das äusserlich als Männchen erscheinende Thier (*Rana fusca*) besass beiderseits abnorm stark entwickelte Oviducte (links stärker als rechts) mit Uterusanschwellungen, rechts scheinbar normalen, nur etwas vergrösserten Hoden, links einen „Ovotestis“. Der rechte, sonst normale Hoden enthielt ein grosses Ei; die linke Keimdrüse zeigte nur an beiden Polen Hodengewebe, bestand in der Mitte aber zum grössten Theil aus einer Masse polygonaler Pigmentzellen. In dieser fand sich ein sehr degenerirtes, aber noch deutliches Ei, und ausserdem fünf Gebilde, die wohl zu Grunde gehende Eifollikel repräsentirten.

II. Fälle, in denen der Charakter der Genitalien auf beiden Seiten wesentlich verschieden war.

In diese Kategorie möchte ich Fall D. von Milnes Marshall, sowie einen von Smith beschriebenen Fall zählen.

In dem Falle von Marshall fand sich (bei *Rana fusca*) linkerseits ein kleines (17 mm langes) Ovarium, das in sechs Lappen getheilt war. Die Eier haben eine Grösse bis zu 0,8 mm. Auffallender Weise sind Genitalcanäle in Gestalt von 2 bis 3 Röhren erhalten, die das Ovarium mit der linken Niere verbinden. Auf der rechten Seite findet sich ein 15 mm langer und 6 mm dicker Hoden, dem aber am vorderen Ende auf der Dorsalseite ein pigmentirter Lappen von ovarialem Charakter ansitzt. Dieser Lappen ist dorsalwärts umgebogen, und erst an seinem Ende sitzt auf der Dorsalseite des Hodens der Fettkörper. Der Hoden selbst zeigt durch eine quere Einschnürung und durch Pigmentirung eine gewisse Aehnlichkeit mit einem Ovarium, ist im Uebrigen aber normal gebaut. Histologisch gleicht der ovariale Lappen der rechten Seite dem kleinen Ovarium der linken Seite. Beide Organe haben ausgesprochenen Eierstocksbau und enthalten auch einen Hohlraum, doch ist ihre Wand dicker und bindegewebsreicher als normal und enthält zahlreiche polygonale Pigmentzellen. Die Mehrzahl der in ihnen enthaltenen Eier zeigen Degenerationserscheinungen. Die Ausführungsgänge haben beiderseits weiblichen Charakter; die *Ductus deferentes* besitzen auch keine Erweiterungen. Nach diesen Merkmalen wird man wohl behaupten dürfen, dass bei diesem Individuum die weiblichen Charaktere quantitativ überwogen, wenn sie auch Degenerationserscheinungen darboten. Das Thier war de facto ein Männchen.

Einen ähnlichen Fall hat Smith beschrieben. Individuum von *Rana fusca*, rechterseits ein etwas abnorm grosser Hoden, der jedoch einige Einschnürungen zeigt und dessen äusserem Umfang ausserdem ein kleiner Bezirk Ovarialgewebe

mit deutlichen Eiern eng angelagert ist. Das *Corpus adiposum* liegt nicht der Keimdrüse, sondern den Urogenitalgefässen an. Linkerseits war ein normal gestaltetes Ovarium vorhanden, an dessen äusserem und innerem Rande aber je ein kleiner Knoten von Hodengewebe eingefügt war: der äussere von 3 mm, der innere von 2 mm Durchmesser. Das linke *Corpus adiposum* war auffallend gross und verzweigt. Die Ausführungsgänge haben beiderseits weiblichen Charakter, *Vesiculae seminales* fehlen. Von besonderem Interesse ist noch die Thatsache, dass das fragliche Individuum auf der rechten mehr männlichen Seite eine Anschwellung am Daumen (entsprechend der Daumenschwiele) besass, die links fehlte; auch war die Haut an der Kehle links heller gefärbt als rechts. (Smith hat hellere Kehlfärbung als ein fast constantes Merkmal weiblicher Thiere zur Laichzeit gefunden.) Welches Geschlecht hier das vorwiegende war, ist nicht recht zu erkennen.

III. Fälle mit Ueberwiegen der weiblichen Charaktere auf beiden Seiten.

Das Vorkommen von Froschindividuen, deren Keimdrüsen beiderseits den ausgesprochenen Eierstockscharakter trugen, aber Partien von Hodengewebe eingesprengt enthielten, ist bisher erst in einem Falle genau beschrieben worden. Es ist das der Fall von Bourne.

Ein Exemplar von *Rana fusca* enthielt rechterseits ein normales Ovarium, während sich linkerseits statt dessen eine Zwitterdrüse, ein „Ovotestis", fand. Das fragliche Organ besass ziemlich die gleiche Grösse wie das Ovarium der rechten Seite, besass aber nur in seiner hinteren Hälfte den Bau eines Ovariums, in seiner vorderen dagegen Gestalt, Aussehen und Structur eines Hodens. Beide Hälften waren nicht ganz scharf gegen einander abgesetzt. In dem Hodenabschnitt fanden sich Spermatozoen! Ob von diesem Theil auch *Vasa efferentia* zur Niere gingen, konnte leider nicht festgestellt werden. Die beiderseitigen Oviducte und *Ductus deferentes* zeigten den normalen weiblichen Typus.

Dieser Fall von Bourne ist darum von ganz besonderem Interesse, weil nach Bourne's directer Angabe in der Zwitterdrüse Spermatozoen und Eier, beide wohl entwickelt, vorhanden gewesen sein sollen, im Widerspruch mit dem sonst Beobachteten. Indessen ist die Bourne'sche Darstellung doch zu kurz, um daraufhin eine Ausnahme von dem oben (S. 350) Gesagten zu statuiren.

Abgesehen von dem Bourne'schen Falle, in dem das weibliche Geschlecht beiderseits hervortrat, liegen noch einige Beobachtungen von Hodeneinschlüssen in Ovarien vor: so gehören hierher der im vorigen Abschnitt erwähnte Fall von Smith (linke Seite) und die kurze Bemerkung von Spengel, dass Fr. Meyer bei den Leipziger Fröschen häufig Ovarien mit Hodeneinschlüssen beobachtet habe. Es ist recht wohl denkbar, dass solche Vorkommnisse häufiger sind, aber darum nicht zur Beobachtung kommen, weil ein testiculärer Einschluss im Ovarium naturgemäs sich äusserlich viel weniger bemerkbar machen wird, als ein ovarialer Einschluss in einem Hoden.

5. Die Fettkörper (*Corpora adiposa*).

5. Die Fettkörper.

Der Fettkörper einer jeden Seite stellt ein vielfach gelapptes Gebilde von hellgelber oder dunkelgelber Farbe dar, das der Keim-

drüse ansitzt und von dieser aus nach vorn sich noch eine Strecke weit auf der *Membrana subvertebralis*, hart an der Wurzel des Mesenteriums, hinschiebt. Das Verhalten zur Keimdrüse bei beiden Geschlechten ist nicht ganz gleich. Beim Männchen (Fig. 78 und 79) sitzt der hintere Theil des Fettkörpers breit dem vorderen Umfang des Hodens an; beim Weibchen schliefst er sich dem Ovarium am vorderen Ende der Wurzel des Mesovariums an (also nicht am vorderen Umfang des Eierstockes selbst), dem Ovarium selbst bald mehr bald weniger innig angefügt (Fig. 86). Man kann an dem Fettkörper einen Stammtheil und eine Anzahl fingerförmiger, aber abgeplatteter (also richtiger bandartiger) Lappen unterscheiden, die von dem Stammtheil abgehen und je nach Jahreszeit und Ernährungszustand verschieden gross und zahlreich entwickelt, häufig auch wieder in verschiedener Höhe gegabelt sind. Von dem Stammtheil schliesst sich der hintere breitere Abschnitt in schon erwähnter Weise der Keimdrüse an, während der vordere Theil sich als schmale Zunge auf der *Membrana subvertebralis* oft sehr weit (links oft weiter als rechts) nach vorn vorschiebt. Der Fettkörper ist mit einer Kante an der *Membrana subvertebralis* nur längs eines ganz schmalen Streifens befestigt, der in der unmittelbaren Vorwärtsverlängerung der Wurzel des Mesorchium resp. Mesovarium liegt. Die fingerförmigen Fortsätze gehen von dem Stammtheil, besonders von dessen hinterer breiten Partie aus. Ihr Aussehen wechselt nach dem Entwickelungszustande. Ist dieser ein guter, so bilden sie ein Büschel sehr langer (3 bis 4 cm und darüber), schmaler und platter Lappen, die sich gegen die freie Spitze hin verjüngen und an beiden scharfen Rändern vielfach eingekerbt sind. Bei den Männchen von *Rana esculenta* trifft man zu manchen Zeiten den Fettkörper als ein voluminöses Gebilde, dem hinten der Hoden als kleines unscheinbares kugliges Gebilde ansitzt. Ist der Fettkörper augenblicklich in schlechtem Füllungszustande, so erscheint er als ein unbedeutendes Gebilde von blasser Färbung, die einzelnen Lappen als zarte Fäden, die die Gefässe durchscheinen lassen. Eine bestimmte Zahl der Lappen anzugeben, ist darum nicht möglich, weil die Lappen nicht alle frei vom Stammtheil ausgehen, sondern vielfach mit gemeinsamer Wurzel entspringen. Bei einer weiblichen *Rana esculenta*, bei der die Fettkörper augenblicklich sehr schön entwickelt sind, zähle ich linkerseits vier sehr grosse und circa 12 kleinere Lappen; rechterseits ist die Zahl der kleineren Lappen sehr viel geringer. Solche ungleiche Entwickelungen der Fettkörper beider

Seiten sind durchaus Regel; sehr häufig (vielleicht in der Regel) ist der linke der grössere.

Bezüglich der Farbe giebt Fr. Meckel an, dass die Fettkörper bei *Rana fusca* stets hellgelb, bei *Rana esculenta* dunkler gelb seien. Ich habe in der That wiederholt bei *Rana esculenta* dunkelgelbe oder selbst bräunliche Fettkörper gefunden, vermag aber noch nicht zu sagen, ob Meckel's Beobachtung als stets feststehende Thatsache gilt.

Gefässe. Zu dem Fettkörper jeder Seite tritt eine Arterie, die von der vordersten *A. urogenitalis* entspringt und Aeste für die einzelnen Lappen abgiebt. Die aus den Lappen heraustretenden Venen vereinen sich zu einem oder zwei Stämmchen, die entweder direct in die *V. cava posterior* oder in die vorderste *V. genitalis* oder auch *V. renalis revehens* einmünden. Die Lymphgefässe münden in den *Sinus subvertebralis*.

Ueber die Entwickelung der Fettkörper vergl. S. 300.

Bau der Fettkörper.

Die einzelnen Theile des Fettkörpers werden durch eine Bindegewebslage, die, soweit ihre Oberfläche in die Leibeshöhle blickt, vom Peritonealepithel überzogen ist, nach aussen abgegrenzt und sind im Uebrigen in der Hauptsache von Fettzellen eingenommen, die dicht gedrängt neben einander liegen. In der Axe laufen die Hauptgefässe, eine Arterie und eine Vene, neben einander. Die Nebenäste der Arterie zerfallen (Toldt) in ein sehr dichtes Capillarnetz mit rundlichen Maschen, in welchen die Fettzellen eingelagert sind. Das Blutgefässnetz ist von einem Lymphgefässnetz begleitet (Giglio-Tos). Bindegewebe ist, wenn überhaupt, nur sehr spärlich in Begleitung der Gefässe zwischen den Fettzellen vorhanden. Aus den Capillaren sammeln sich (Toldt) baumartig kleine Venenwurzeln, die sich in die axiale Vene einsenken.

Die Fettzellen bieten je nach dem Zustande des Fettkörpers ein sehr verschiedenes Aussehen dar. Ist die Fettansammlung eine reiche, so sind sie gross, das Protoplasma ist ganz auf einen kleinen unter der Membran gelegenen und den Kern einschliessenden Rest reducirt, der Hauptraum der Zelle wird von einem grossen Fetttropfen eingenommen, der meist eine gelbe Farbe besitzt (von einem besonderen Pigment herrührend). Resorption des Fettes hat Verkleinerung der Zellen (die dann mehr oder weniger vollständig von Protoplasma eingenommen werden), Verschwinden der Gefässnetze und damit Verkleinerung des ganzen Organs zur Folge (Giglio-Tos).

Bei Fröschen, die im Frühjahr untersucht wurden (es scheint *Rana fusca* vorgelegen zu haben), fand Toldt die Zellen in den verschiedensten Formen, mit fein granulirtem Zellkörper, ohne nachweisbare Membran, mit deutlichem Kern und Kernkörperchen. Die meisten Zellen enthielten ein intensiv gelb tingirtes Fetttröpfchen oder, wenn das Fett ganz verschwunden war, einige kleine gelbe Krümelchen. Viele der Zellen zeigten amöboide Bewegungen. — Die weiteren, während des Frühlings nach der Nahrungsaufnahme sich abspielenden Veränderungen sind nach Toldt die, dass, bevor eine merkliche Vermehrung des Fettgehaltes auftritt, jede Zelle zwei oder vier deutlich gesonderte Kerne enthält, dass also wahrscheinlich erst eine Vermehrung der Zellen durch Theilung stattfindet. Dann erfolgt die Neuaufspeicherung von Fett, wodurch das Proto-

plasma wieder an Masse reducirt wird. Toldt beobachtete im Frühling, dass die Fetttropfen in manchen Zellen farblos, in anderen gelb tingirt waren, und ist geneigt, die Zellen mit farblosem Fett als neugebildete, die mit dem gelben Fett als alte Elemente anzusprechen. Neumann bestätigt, dass das neu abgelagerte Fett unter dem Mikroskop farblos erscheint. Was die Natur des Pigmentes anlangt, so hat Neumann darüber eine interessante Beobachtung mitgetheilt: er findet, dass in Zellen, aus denen das Fett ganz geschwunden ist, kleine Kügelchen, Stäbchen, gekrümmte Fäden oder keulenförmige Gebilde von der rothen Farbe des Hämatoidins oder Bilirubins auftreten, die auch bei Zusatz von Schwefelsäure denselben charakteristischen Farbenwechsel eingehen, wie diese Farbstoffe. Neumann nimmt an, dass es sich hier um das nach vollständiger Aufsaugung des Fettes isolirt zurückgebliebene specifische Pigment desselben handelt.

Aus der Lösung des Fettes in Aether hat Giglio-Tos besondere Krystalle gewonnen.

Functionelle Bedeutung der Fettkörper.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Fettkörper als Reservefettdepôts anzusehen sind, deren Füllungszustand dementsprechend zu verschiedenen Zeiten ein verschiedener ist. Nur darüber ist gestritten worden, ob sie für den gesammten Körper oder nur für die Keimdrüsen, in deren Nachbarschaft sie sich finden, bestimmt sind. Offenbar schliesst aber das Eine das Andere nicht aus, und es scheint in der That nach den vorliegenden Beobachtungen, dass die Vorräthe des Fettkörpers in erster Linie für die Keimdrüsen bestimmt sind und von diesen in Anspruch genommen werden, dass aber unter Umständen auch der gesammte Körper von ihnen profitiren kann, wie sie auch durch veränderte Ernährungsbedingungen mitbetroffen werden können.

Zu Beginn des Winterschlafes sind die Fettkörper normaler Weise stark gefüllt und gross, und auch während des Winters werden sie zunächst nicht oder doch nicht wesentlich beeinflusst. (Es mag hier eingeschaltet sein, dass sich zu Beginn des Winterschlafes bei gut genährten Fröschen auch an anderen Stellen typische Fettdepôts finden.) Die Vorstellung, dass sie für die Ernährung des gesammten Thieres während des Winterschlafes bestimmt sind, scheint mir nach eigenen und fremden Beobachtungen ausgeschlossen werden zu müssen. Eine starke Abnahme der Fettkörper tritt erst kurz vor dem Laichgeschäft ein, bei *Rana fusca* also im Februar oder März, bei *Rana esculenta* erst viel später. Fr. Meyer constatirt ausdrücklich, dass bei *Rana fusca* die Fettkörper beim Verlassen des Winterlagers fast ganz geschwunden sind, während sie bei *Rana esculenta* zu der gleichen Zeit vollständig vorhanden sind und erst kurz vor der Laichzeit schwinden. Es darf daraus geschlossen werden, dass das Fett der Fettkörper zu den letzten Leistungen der Generationsorgane vor und bei der Begattung verwendet wird — in welcher speciellen Weise, ist freilich noch nicht mit Sicherheit zu sagen.

Nach dem Laichgeschäft und nachdem aufs Neue Nahrungsaufnahme stattgefunden hat, erfolgt eine rasche Wiederanfüllung der Fettkörper mit Fett. (Dass ein enger Connex zwischen dem Fettkörper und den Leistungen der Keimdrüse besteht, hat schon Rösel von Rosenhoff behauptet, Fr. Meckel schloss sich ihm an.)

Die gute Anfüllung mit Fett kann im Sommer natürlich auch nur erfolgen, wenn die Ernährungsbedingungen günstige sind, ebenso ist die Thatsache ver-

ständlich, dass Versetzung unter ungünstige Verhältnisse während des Sommers schliesslich einen Schwund des Fettes der Fettkörper zur Folge hat. Es unterliegt der letztere eben dann auch der allgemeinen Abmagerung.

Giglio-Tos giebt sogar an, dass bei *Rana esculenta* auch die volle Reifung der Geschlechtsproducte, bei sehr günstigen Ernährungsbedingungen, ohne merkbare Inanspruchnahme des Fettes der Fettkörper erfolgen kann.

III. Die Cloake.

III. Die Cloake.

Als Cloake wird der hinterste Abschnitt des Enddarmes bezeichnet, in den ausser dem eigentlichen Rectum noch die Blase und die *Ductus deferentes*, sowie beim Weibchen die Uteri einmünden, und der sich hinter der Spitze des Steissbeines auf dem Rücken des Thieres mit dem Anus öffnet. Die Länge der Cloake beträgt etwa 9 mm bei 8 cm langen Esculenten. (Auf S. 65 ist unter „Länge des Enddarmes“ die Länge des Rectum und der Cloake, bis zum Anus, verstanden.) Die Grenze der Cloakenschleimhaut gegen die Haut ist meist deutlich erkennbar.

An dem ganzen Cloakenrohr lassen sich noch zwei Abschnitte, ein vorderer und ein hinterer, unterscheiden, die sich zwar an der Schleimhaut der aufgeschnittenen Cloake nicht, wohl aber äusserlich gegen einander absetzen, und zwar dadurch, dass der hintere Theil ringförmig von den Fasern des *M. sphincter ani cloacalis* umgeben wird und so normaler Weise fest zusammengeschnürt ist, während der vordere Theil nur seine eigene dünne Wandung besitzt. Die Richtung des Cloakenrohres entspricht im Ganzen der Längsaxe des Thieres, doch biegt sich das hinterste Stück etwas dorsalwärts empor, um hinter der Steissbeinspitze nach dem Rücken hin auszumünden. Mit der Axe des Rectums bildet die Axe der Cloake einen ventralwärts und nach hinten offenen stumpfen Winkel.

Das Cloakenrohr liegt ventral von dem hinteren Ende des Steissbeines in der Mittellinie, fixirt vor allen Dingen durch die *Membrana subcoccygea* und den *M. sphincter ani cloacalis.* Sein cranialer Anfang entspricht ungefähr dem Vorderrande des *M. compressor cloacae*, d. h. die Cloake liegt durchaus in dem Raume des kleinen Beckens.

Die Beziehungen des Cloakenrohres zu der Umgebung gestalten sich folgendermaassen. Ihr dorsaler Umfang blickt in seiner grössten Ausdehnung in den caudalen Abschnitt der dorsalen (parietalen) Abtheilung des *Sinus subvertebralis* (s. Theil II, S. 522). Die *Membrana subcoccygea*, die die dorsale und die ventrale Abtheilung des *Sinus subvertebralis* von einander trennt, befestigt sich am dorsalen Umfang der Cloake, ziemlich genau entsprechend der cranialen Grenze, in einer

queren Linie, setzt sich aber ausserdem jederseits noch in Form eines schmalen Streifens zwischen dem *M. compressor cloacae* und der Cloakenwand analwärts fort, um schliesslich da zu enden, wo der *M. compressor cloacae* sich der Cloake eng anlegt. Die sehr feste und kräftige *Membrana subcoccygea* mit ihren beiden analen Zipfeln bildet einerseits die wichtigste Fixation des Cloakenrohres und bedingt es andererseits, dass nur die dorsale Abtheilung des *Sinus subvertebralis* sich an der dorsalen Cloakenwand weiter analwärts fortsetzt. Diese Abtheilung kommt zum Abschluss kurz vor der Steissbeinspitze, an der hintersten Portion des *M. compressor cloacae.* Der laterale Umfang des Cloakenrohres liegt Anfangs (cranial) noch im Bereiche des *Recessus retrovesicalis* der Pleuroperitonealhöhle, weiter hinten blickt er direct gegen den *M. compressor cloacae*, der die Seitenwand der Beckenhöhle bildet, und von dem er durch den *Sinus pelvicus* getrennt wird, und schliesslich legen sich ihm der hintere Theil des *M. compressor cloacae* sowie der *M. sphincter ani cloacalis* eng an. Das Peritoneum, das von vorn kommend den lateralen Umfang der Cloake noch eine Strecke weit überzieht, ist an der Cloakenwand nicht eng befestigt, sondern liegt ihr nur lose an, indem sich der *Sinus pelvicus* unter ihm an der Cloakenwand cranialwärts vorschiebt. Eine innigere Verwachsung zwischen dem Peritoneum und dem Darmrohr findet sich erst am Rectum. (Siehe Fig. 75, auf der die Grenzen, bis zu denen das Peritoneum den Organen eng anliegt, dargestellt sind. In loser Befestigung dehnt sich das Peritoneum noch über die grüne Linie hinaus analwärts an der Cloakenwand aus.)

Der ventrale Cloakenumfang schliesslich wird ebenfalls in einem kleinen Gebiet von dem *Sinus pelvicus* bespült, in den hier zwei mediane Lymphräume einmünden: der *Sinus vesicalis ventralis* und die röhrenförmige Verlängerung des *Sinus pubicus.* Klein ist das Gebiet, weil die Einmündung der Blase einen grossen Theil der ventralen Cloakenwand einnimmt, und somit zwischen dem Blasenhals und dem *M. sphincter ani cloacalis*, der das Ende der Cloake umzieht, wenig Raum bleibt.

So wird also die Cloake allseitig von Lymphräumen umspült; gegenüber anderen Darstellungen ist aber darauf Werth zu legen, dass es sich nicht um einen einheitlichen circulären Sinus handelt, sondern um zwei, den *Sinus pelvicus* und die dorsale Partie des *Sinus subvertebralis*, die nicht in einander übergehen. Der *Sinus pelvicus* dehnt sich ventral und jederseits am lateralen Umfang der Cloake aus und zieht sich hier cranialwärts weiter, um im Gebiet des Rectums in den *Sinus mesorecti* und in die ventrale Abtheilung des *Sinus subvertebralis* überzugehen. Die dorsale Cloakenwand wird nur von der dorsalen Abtheilung des *Sinus subvertebralis* bespült, die durch die feste *Membrana subcoccygea* vom *Sinus pelvicus* getrennt ist.

Die Schleimhaut der Cloake ist meist ziemlich stark pigmentirt und setzt sich dadurch deutlich gegen die weisse Schleimhaut des Rectums ab. Dagegen setzt sich die Pigmentirung von der Cloakenschleimhaut aus gewöhnlich eine Strecke weit in den Anfang der Blase hinein fort. Die Cloakenschleimhaut ist in niedrige, geradlinig verlaufende Längsfalten gelegt; gegen die Haut setzt sie sich meist deutlich mit einer ringförmigen Linie ab.

Die Einmündungen der verschiedenen schon genannten Organe (Rectum, Uteri, Ductus deferentes, Blase) verhalten sich folgendermaassen.

Das Rectum geht in das vordere Ende der Cloake unter einem ventralwärts offenen stumpfen Winkel über und ist von ihr durch einen kreisförmigen Wulst (*Valvula recto-cloacalis*) abgesetzt, dem stark verdickte Ringmusculatur zu Grunde liegt. Die Grenze wird noch dadurch deutlicher, dass hier die weisse, durchaus pigmentlose, mit stark gekräuselten Längsfalten versehene Rectalschleimhaut aufhört, und dafür die schwärzliche, mit dünnen und niedrigen einfachen Längsfalten versehene Cloakenschleimhaut beginnt.

In kurzer Entfernung caudal von der Rectalmündung liegen beim Weibchen an der dorsalen Cloakenwand dicht neben einander zwei vorspringende, meist besonders stark pigmentirte Papillen, die *Papillae uterinae*, auf denen sich die schlitzförmigen Uterusöffnungen finden. Ueber asymmetrische Lage derselben siehe S. 341.

Die *Ductus deferentes* münden ebenfalls an der dorsalen Cloakenwand aus, mit zwei selbständigen Oeffnungen. Beim Männchen von *Rana esculenta* finde ich eine niedrige, von cranial her zweigetheilte *Papilla urinaria*, auf der die beiden *Ductus deferentes* sich öffnen. Jede Mündung ist länglich schlitzförmig gestaltet; die beiderseitigen convergiren nach hinten hin. Das mediane Gebiet der dorsalen Cloakenwand, auf dem sich diese Papille findet, ist glatt; die vom Anus her kommenden Längsfalten weichen hier nach beiden Seiten hin aus einander. Beim Weibchen von *Rana esculenta* finde ich, in Uebereinstimmung mit den meisten früheren Untersuchern, die schlitzförmige Mündung des *Ductus deferens* jederseits dicht hinter der *Papilla uterina*, auf einer niedrigen länglichen Erhebung, die mit der der anderen Seite analwärts convergirt. Auch hier ist das Verhalten der Längsfalten wie beim Männchen. (Lebrun beschreibt für *Rana fusca* die Mündungen der *Ductus deferentes* als dicht neben einander in dem medianen Sulcus gelegen, der die *Papillae uterinae* von einander trennt.) Die Einmündung der Blase findet sich an der ventralen Cloakenwand ganz vorn, so dass der ventrale Theil der *Valvula recto-cloacalis* zugleich die Trennung zwischen der Rectal- und der Blasenöffnung bedingt und den cranialen Umfang der letzteren bildet. Die Oeffnung der Blase stellt einen ziemlich ausgedehnten longitudinalen Schlitz dar, dessen Ränder für gewöhnlich eng an einander liegen. Wie schon bemerkt, setzt sich die Pigmentirung von der Cloakenschleimhaut aus gewöhnlich eine kurze Strecke weit auf den Blasenausgang fort, und dasselbe gilt von den Längsfalten der Cloake.

Bau der Cloakenwand.

Bau der Cloakenwand.

Die Wandung der Cloake setzt sich zusammen aus einer Schleimhaut und einer Muskelhaut; nach aussen von der letzteren folgt entweder Peritoneum oder Auskleidung des *Sinus pelvicus* oder direct quergestreifte Musculatur (*M. compressor cloacae* und *M. sphincter ani cloacalis*).

a) Die Schleimhaut besteht aus Epithel und *Stratum proprium.* Das Epithel ist Anfangs (vorn) zwei- bis dreischichtig; die Zellen sind je nach dem Dehnungszustand verschieden gestaltet; die oberste Schicht enthält sehr reichlich Becherzellen. Gegen den Anus hin nimmt das Epithel immer mehr den Charakter des äusseren Haut-Epithels an, es wird mehrschichtig, platt, die Becherzellen hören auf. Das *Stratum proprium* besteht aus Bindegewebe mit Gefässen und Pigmentzellen.

b) Die *Tunica muscularis* setzt sich aus einer inneren, dünneren circulären, und einer äusseren stärkeren longitudinalen Schicht zusammen. Die Bündel der letzteren werden nach hinten hin immer mehr durch Bindegewebsmassen aus einander gesprengt. Solche Längsmuskelbündel sind es wohl, die Lere-

boullet als *Rétracteur dorsal ou coccy-vestibulien* und als *Rétracteur inférieur ou ischio-vestibulien* beschreibt. Deutlich sind namentlich zwei Stränge, die den Rétracteur dorsal repräsentiren und an der Dorsalwand der Cloake von der Steissbeinspitze aus cranialwärts verlaufen. Beim Weibchen ist ausserdem noch ein medianes Bündel deutlich, das sich am vorderen Ende der Cloake von der Längsmusculatur loslöst, zwischen beiden Uteris hindurch dorsalwärts tritt, um dann weiter analwärts zu ziehen und sich vor dem After wieder dem Cloakenrohr anzulegen.

Zwischen den beiden Muskellagen verlaufen sehr zahlreiche Nerven, denen auch häufig kleine Ganglien eingelagert sind. Ein grösseres Ganglion, von Weidenbaum entdeckt, liegt jederseits in der Gegend der Uterinpapille (siehe S. 342). Um die Uterinpapille und um die Mündung des Harnleiters bildet die Musculatur starke ringförmige Züge (Disselhorst).

Am Uebergang der Cloakenschleimhaut in die äussere Haut finden sich zahlreiche kleine Drüsen, die die Form einfacher rundlicher Säckchen haben und mit einem einschichtigen niedrigen Epithel ausgekleidet sind. S. Mayer findet ihre Zellen, besonders bei Bufo, häufig pigmentirt, und ausserdem auf einigen Zellen des Drüsengrundes manchmal Cilien. Gelegentlich liegen in den Drüsen Zellen mit den Eigenschaften stark amoeboider Leukocyten, die dann von den gleichzeitig anwesenden Flimmerzellen hin und her bewegt werden.

Muskeln der Cloake.

Muskeln der Cloake.

In der Umgebung der Cloake finden sich noch quergestreifte Muskeln, deren Fasern der Hauptsache nach in dorso-ventraler Richtung seitlich von der Cloake verlaufen. Das ganze System der so angeordneten Muskelfasern lässt von vorn nach hinten eine immer engere Beziehung zu dem Cloakenrohr erkennen. Die vordersten Bündel besitzen eine solche Beziehung überhaupt noch nicht, sondern repräsentiren nur einen platten Muskel, der von der Gegend der Beckensymphyse aus dorsalwärts zum Steissbein zieht, somit lediglich als ein Skeletmuskel, der auf das hinterste Ende der Wirbelsäule wirkt, erscheint. Weiter hinten gelangen die Fasern nicht mehr an das Steissbein, sondern strahlen an das Cloakenrohr selbst, namentlich auf seinen dorsalen Umfang, aus. Eine dritte Portion hat schliesslich auch ventral die directe Skeletbefestigung verloren und umgiebt ringförmig das Ende der Cloake und den *Anus cloacalis.*

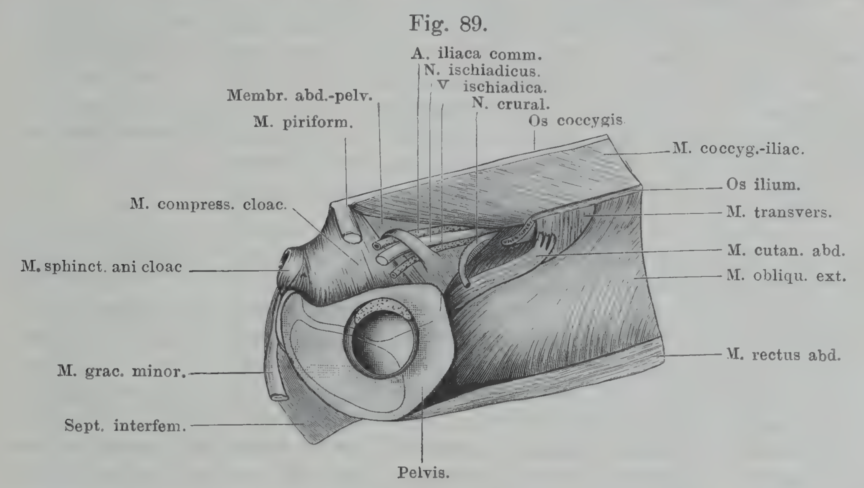
So sind also eigentlich drei hinter einander gelegene Portionen von Muskelfasern zu unterscheiden, die Lereboullet auch thatsächlich mit verschiedenen Namen belegt. Marcusen fasst die erste und die zweite zu einem Muskel zusammen, und da seine Nomenclatur schon vielfach angenommen worden ist, so will ich ihr hier folgen; es sind dann an dem vorderen Muskel zwei Portionen zu unterscheiden, von denen nur die hintere in engere Beziehung zur Cloake tritt.

1. *M. compressor cloacae.* (Marcusen.)
(*Muscle ischio-coccygien u. Sphincter anal.* Lereboullet.)

1. M. compressor cloacae.

Der *M. compressor cloacae* entspringt von der Innenfläche des Körpers des *Os ilium*, dicht neben der Mittellinie, und zwar ziemlich in ganzer Länge dieses Skeletabschnittes, von der *Spina pelvis anterior* bis nahe an die *Spina pelvis posterior.* Von hier aus steigen bei Weitem die meisten Fasern unter parallelem Verlaufe dorsalwärts und setzen sich an dem hintersten Ende des Steissbeines, ventral von dem Ursprung des *M. piriformis* und dem des *M. coccygeo-iliacus* an.

Fig. 89.



Cloakenmuskeln der rechten Seite, von aussen freigelegt. Hintere Extremität exarticulirt, ein Stück des Darmbeinflügels ist entfernt, die eine Schnittfläche ist dicht über dem Acetabulum, die andere in einigem Abstand rechts davon sichtbar.

Mit den hintersten Partieen des letztgenannten Muskels ist der *M. compressor cloacae* am Steissbein eng verbunden. Der Ansatz des *M. compressor cloacae* erfolgt am Steissbein so weit lateral, dass dessen ventrale Fläche zum grössten Theil frei liegt; gegen die Steissbeinspitze nähern sich die beiderseitigen Ansätze. Ganz eigenartig verhält sich ein schmales Bündel, das sich vom vorderen Rande des Muskels ablöst. Es gelangt nicht ganz bis zum Steissbein, sondern biegt vorher lateralwärts um, umgreift schlingenartig den *N. ischiadicus* nebst der *A. ischiadica* und der *V. ischiadica*, und strahlt dann in die *Membrana abdomino-pelvica* aus (Fig. 89).

Eine dritte besondere Portion bildet der hinterste Theil des *M. compressor cloacae.* Die betreffenden Fasern entspringen auch ventral innen an der Beckenhöhle, setzen aber nicht mehr an das

Steissbein an, sondern strahlen an den hintersten Theil der Cloake (anal vom *Os coccygis*) aus und kommen zum grössten Theil am dorsalen Umfang der Cloake mit den Fasern der anderen Seite in einer Raphe zur Vereinigung. Die Fasern besitzen eine etwas schräge Richtung von ventral und vorn dorsalwärts und nach hinten. Sie legen sich ganz eng der Cloakenwand an und sind fest mit dieser verbunden; einige von ihnen nehmen auch an der Cloake eine mehr longitudinale, analwärts gehende Richtung und scheinen an der Cloakenwand selbst zu enden.

Am cranialen Rande des *M. compressor cloacae* befestigt sich die *Membrana abdomino-pelvica* (S. 367), über seine Innenfläche hinweg verlaufen die Befestigungsränder der *Membrana subcoccygea*, der *Membrana subvertebralis*, des *Lig. vesicale laterale* und der *Membrana subvesicalis*. Somit tritt die Innenfläche des Muskels in Beziehung zu der dorsalen und der ventralen Abtheilung des *Sinus subvertebralis*, zum *Recessus retrovesicalis* und *Recessus subvesicalis* der Pleuroperitonealhöhle, zum *Sinus pelvicus* und *Sinus pubicus*.

Innervation. *Plexus ischio-coccygeus* (Theil II, S. 213).

Wirkung. Die grössere vordere Partie des Muskels tritt zur Cloake selbst in keine directen Beziehungen, sondern ist ein richtiger Skeletmuskel; ihre Wirkung wird zunächst die sein, das Steissbein ventralwärts zu bewegen und gegen das Becken zu fixiren. Es kann sein, dass diese Bewegung auch der Cloake zu Gute kommt, sei es, dass dadurch die Cloake ventralwärts bewegt, sei es, dass dadurch die dorsale Cloakenwand der ventralen genähert und so der directe Uebertritt des Harns aus den *Ductus deferentes* in die Blase begünstigt wird. Etwas Bestimmtes ist darüber bisher nicht beobachtet. Durch das vordere schlingenförmige Bündel wird der Gefäss- und Nerven-Strang bei Contraction des *M. compressor cloacae* ventralwärts bewegt werden. Es wäre zu untersuchen, ob dadurch auch eine Wirkung auf das in der Nähe gelegene hintere Lymphherz oder die in dasselbe einmündenden Ostien ausgeübt wird. Die hinterste Portion des Muskels wird den Anus ventralwärts ziehen und wohl auch zum Verschluss desselben beitragen.

2. M. sphincter ani cloacalis.

2. *M. sphincter ani cloacalis.*
(*M. sphincter ani*, Marcusen. *Abaisseur de l'anus*, Lereboullet.)

Der *M. sphincter ani cloacalis* umgiebt circulär das letzte Ende der Cloake, ist somit ein unpaarer, einheitlicher Muskel, an dem jedoch dorsal wie ventral die Zusammensetzung aus zwei seitlichen Hälften erkennbar ist. Die Fasern entspringen am ventralen Umfang der Cloake von dem Sehnenstreifen, der, an dem Rand der Beckenscheibe befestigt, in das *Septum interfemorale* (Theil II, S. 485) eingewebt ist und auch den beiden *Mm. graciles minores* zum Ursprung dient (Theil I, S. 182). Von hier steigen die Fasern zu beiden Seiten der Cloake auf, diese eng umgebend, und vereinen sich an ihrem

dorsalen Umfang in einer medianen Raphe. Die vorderen Fasern nehmen dabei eine dorsalwärts und nach vorn gehende Verlaufsrichtung und decken die entgegengesetzt gerichteten hintersten Fasern des *M. compressor cloacae.*

Innervation. Ast des *Plexus ischio-coccygeus* (Theil II, S. 213).

Wirkung. Verschliesst den Anus. Im Uebrigen wird er im Stande sein, unter Vermittelung des erwähnten ventralen Sehnenstreifens, die Wirkung der *Mm. graciles minores* auf das Cloakenende zu übertragen und dieses herabzuziehen, wie es bei der Entleerung der Fäces oder der Geschlechtsproducte beobachtet wird.

IV. Die Rumpfhöhle und Pleuroperitonealhöhle.

IV. Rumpfhöhle und Pleuroperitonealhöhle. A. Die Rumpfhöhle.

A. Die Rumpfhöhle.

Wenn auch äusserlich der ganze Körper des Frosches, abgesehen von Kopf und Extremitäten, einheitlich erscheint, so müssen doch an ihm, auf Grund der Ausdehnung der Rumpfhöhle, zwei Abschnitte unterschieden werden: ein sehr grosser hinterer, über dessen Gebiet sich die Rumpfhöhle ausdehnt, und der die *Pars truncalis* im engeren Sinne bildet, sowie ein kurzer vorderer Abschnitt, den man als *Pars cervicalis* zu nennen berechtigt ist. Die Grenze zwischen beiden wird gebildet durch die Partieen der *Mm. transversi abdominis*, die den Raum der Rumpfhöhle vorn jederseits kuppelförmig abschliessen; sie liegt in dem Niveau des dritten Wirbels, so dass die *Pars cervicalis* nur die geringe Ausdehnung vom dritten Wirbel bis zum Kopf besitzt.

Die Rumpfhöhle des Frosches ist ein Raum, der nur zum geringen Theil durch Skeletgebilde, zum viel grösseren durch Weichtheile: Muskeln, resp. Aponeurosen und selbständige Membranen begrenzt wird, und der im Uebrigen vorn in der Mittellinie eine sehr grosse Lücke besitzt. Letztere wird zum grössten Theil durch die Organe verschlossen, die von der *Pars cervicalis* aus in den Raum der Rumpfhöhle treten. Aber auch nach Einfügung der Organe bleibt vorn ein dorsaler Spalt bestehen, durch den der Raum der Rumpfhöhle mit der *Pars cervicalis* zusammenhängt.

An der Rumpfhöhle ist wieder ein grosser vorderer und ein kleiner hinterer Abschnitt zu unterscheiden: letzterer wird durch die Höhle des kleinen Beckens oder die Beckenhöhle schlechtweg gebildet. Der Raum des „grossen Beckens“ ist von dem Hauptraum der Rumpfhöhle in keiner Weise abgesetzt; er würde repräsentirt

werden durch den Abschnitt der Rumpfhöhle, an dessen Dorsalwand das Steissbein und die beiden Darmbeinflügel liegen.

Ueber den grössten Theil der Rumpfhöhle erstreckt sich die Pleuroperitonealhöhle, die von der Rumpfhöhle zu unterscheiden ist. An ihr sind zu trennen: ein einheitlicher grosser Raum und vorn wie hinten paarige Recessus (*Recessus anteriores* und *posteriores*). Die *Recessus anteriores* schieben sich als blindsackförmige Fortsetzungen des Hauptraumes, seitlich von der Mittellinie, cranialwärts bis zu dem kuppelförmigen Abschnitt der Rumpfhöhle, d. h. bis zur Höhe des dritten Wirbels, vor. Zwischen ihren medialen Wänden bleibt ein unpaarer mittlerer Raum, der sich von der dorsalen zur ventralen Rumpfhöhlenwand erstreckt, und der mit dem Gesammtnamen *Cavum mediastinale* bezeichnet werden kann, ohne dass dadurch eine genaue Homologie mit dem *Cavum mediastinale* der Säuger ausgedrückt werden soll. Die vorderen der „in mediastinaler Lage“ befindlichen Organe (Herzbeutel mit Herz, Anfang des Oesophagus, hinterer Theil des *Saccus laryngotrachealis*) schliessen die vorhin erwähnte Lücke in der cranialen Wand der Rumpfhöhle. Auch am hinteren Ende des Körpers findet sich eine ähnliche Anordnung: es schieben sich paarige *Recessus posteriores* in den Raum des kleinen Beckens vor, und ihre von der dorsalen zur ventralen Wand durchgehenden medialen Wände fassen zwischen sich einen mediastinalen Raum, in dem die Cloake und der Blasenhals liegen.

Die Grenzen der Pleuroperitonealhöhle fallen an verschiedenen Stellen nicht mit den Grenzen der Rumpfhöhle zusammen. Ausgedehnte Lymphräume schieben sich vielfach zwischen die Wand der Rumpfhöhle und die Auskleidungsmembran der Pleuroperitonealhöhle, das Pleuroperitoneum, ein. Am ausgedehntesten ist der grosse Subvertebralraum (Retroperitonealraum), der ventral von der dorsalen Rumpfhöhlenwand liegt und auch eine Anzahl von Organen, sowie Gefässe und vor Allem auch die Anfangsstücke der meisten Spinalnerven enthält. Er überschreitet nach vorn hin das Gebiet der Rumpfhöhle, indem er durch den schon erwähnten dorsal gelegenen Spalt sich an die *Pars cervicalis* des Körpers fortsetzt. (Theil II, S. 520 und Fig. 144 auf S. 521.) Auch der caudale Abschluss der Pleuroperitonealhöhle fällt nicht genau mit dem caudalen Abschluss der Rumpfhöhle zusammen, da sich der *Sinus pelvicus* zwischenschiebt.

Wände der Rumpfhöhle (siehe Fig. 144 auf S. 521 des II. Theiles). Die dorsale Wand der Rumpfhöhle bildet die Wirbelsäule vom dritten Wirbel an

bis nahe an die Spitze des Steissbeines, nebst den *Mm. intertransversariis*, dazu jederseits: *M. iliolumbaris*, *M. coccygeo-sacralis*, *M. coccygeo-iliacus*, *Ala ossis ilium*. Die Seitenwand wird hauptsächlich vom *M. transversus abdominis* gebildet, dazu kommt im hinteren Körperabschnitt eine ergänzende Membran, die ich als *Membrana abdomino-pelvica* bezeichne, und im kleinen Becken der *M. compressor cloacae*. Die ventrale Wand bildet jederseits von der Mittellinie der *M. sternohyoideus* und *M. rectus abdominis*, wozu auch Theile des ventralen Schultergürtel-Abschnittes kommen, weiter hinten die Aponeurose des *M. transversus*, der ventrale Theil der *Membrana abdomino-pelvica*, die Symphyse der Beckenscheibe und sogar noch kurze proximale Abschnitte der Oberschenkel. Der craniale Abschluss der Rumpfhöhle kommt jederseits zu Stande durch die Portion des *M. transversus abdominis*, die diaphragmaartig auf median gelagerte Organe (Pericardium, Lungenwurzel, Oesophagus) ausstrahlt (siehe Theil I, S. 128 ff., sowie die Angaben auf S. 66 dieses Theiles, Fig. 26 auf S. 67).

Die *Pars vertebralis* des *M. transversus*, die vom *Processus transversus* des vierten Wirbels kommt, schliesst mit einem caudalen scharfen Rande ab (Fig. 26) und dadurch bleibt eben ein Spalt zwischen diesem Rande und dem dorsalen Umfang des Oesophagus einerseits und der dorsalen Rumpfhöhlenwand andererseits bestehen. Die Pleuroperitonealhöhle erfährt dagegen auch hier und weiter caudalwärts einen dorsalen Abschluss, indem sich an den erwähnten Muskelrand die *Membrana subvertebralis* nach hinten hin anschliesst. Letztere trennt somit den Subvertebralraum von dem Pleuroperitonealraum ab.

Der caudale Abschluss der Rumpfhöhle kommt jederseits durch den hinteren Theil des *M. compressor cloacae* zu Stande, der sich eng an den hinteren Theil des Cloakenrohres anlegt.

Der Theil der Rumpfhöhle, der als Beckenhöhle zu bezeichnen ist, ist in transversaler Richtung sehr schmal und hat zur dorsalen Begrenzung den hintersten Theil des Steissbeines, zur ventralen die Beckensymphyse und zur lateralen Wand auf jeder Seite den *M. compressor cloacae*.

Membrana abdomino-pelvica (Figg. 89, 93, 94).

Membrana abdomino-pelvica.

Der caudale Rand des *M. transversus abdominis* jeder Seite beginnt am *Os ilium*, und zieht von hier aus über die Ventralfläche des *M. tensor fasciae latae* zum *M. adductor longus* und *M. sartorius* herüber, wobei er vom *M. iliacus internus* weit getrennt bleibt. Der *M. adductor longus*, sowie der *M. sartorius* und auch noch der *M. cutaneus abdominis* werden nahe ihrem Ursprung von dem freien Rand des *M. transversus* überlagert. Vom *M. sartorius* aus geht der letztere dann, etwas cranialwärts umbiegend, an die Dorsalfläche des *M. rectus*, wo, der Mitte des hintersten *Rectus-Segmentes* entsprechend, die caudalen Ränder der beiderseitigen *Mm. transversi* resp. ihrer Aponeurosen in einander übergehen. Zwischen den caudalen Rändern der beiderseitigen *Mm. transversi* bleibt somit cranial von dem kleinen Becken ein dreieckiges Spatium, aus dessen dorsaler Hälfte der Eingang in das kleine Becken erfolgt, während ventral noch ein Theil des scharfen Randes der Beckenscheibe nebst den proximalen Ab-

schnitten der hier entspringenden Muskeln von den Rändern der *Mm. transversi* umzogen und so zur Begrenzung der Rumpfhöhle herbeigezogen werden. Der seitliche und ventrale Abschluss der Rumpfhöhle in dieser Gegend wird durch die *Membrana abdomino-pelvica* hergestellt, die somit die grosse Lücke zwischen den caudalen Transversusrändern einerseits und den cranialen Rändern der *Mm. compressores cloacae*, sowie den ventral-cranial blickenden Oberschenkel- und Becken-Theilen andererseits verschliesst. Ihr cranialer Rand haftet jederseits an dem ganzen caudalen Transversusrande, vom Darmbeinursprung bis zur *Linea alba*, an der die beiden Hälften der Membran continuirlich in einander übergehen. Der caudale Rand befestigt sich jederseits am ganzen cranialen Rande des *M. compressor cloacae*, tritt aber dann an dessen ventralem Ende aus der Beckenhöhle heraus und umzieht noch einen kurzen proximalen Abschnitt des ventral-cranialen Oberschenkelumfanges. Dabei folgt er zunächst dem lateral-dorsalen Rande des *M. adductor longus* eine Strecke weit lateralwärts und biegt dann ventralwärts, um über die Mittellinie hinweg in den der anderen Seite überzugehen. In der ventralen Mittellinie ist die Membran also nicht unterbrochen, sondern ihre beiden Hälften gehen in einander über. In den Theil der Membran, der zwischen dem Transversusrand und dem Oberschenkel ausgespannt ist, ist das Anfangsstück des *M. cutaneus abdominis* eingewebt. Dorsal ist eine jede Hälfte der Membran für sich befestigt. Die Befestigungslinie setzt zunächst die Ursprungslinie des *M. transversus* fort, indem sie über den ventralen Umfang des Darmbeinflügels schräg medial-caudalwärts bis an den *M. coccygeo-iliacus* verläuft. Von hier bis zum *M. compressor cloacae* geht sie am lateralen Rande des *M. coccygeo-iliacus* in das tiefe Blatt der *Fascia dorsalis* (Theil II, S. 444) und in die Fascie auf der Ventralfläche des *M. coccygeo-iliacus* über.

Die *Membrana abdomino-pelvica* steht zu mehreren Räumen in Beziehung. Ihre innere, abdominale Fläche blickt mit einem dorsalen Abschnitt in die ventrale Abtheilung des *Sinus subvertebralis*, mit einem mittleren in die Pleuroperitonealhöhle, mit einem ventralen in den *Sinus pubicus*. Die Ursprungsränder der *Membrana subvertebralis* und der *Membrana subvesicalis*, die die genannten Räume von einander trennen, ziehen über die *Membrana abdomino-pelvica* hinweg (siehe Pleuroperitoneum). Am lateralen Rande des *M. coccygeo-iliacus* geht auch die *Membrana subcoccygea* in die *Membrana abdomino-pelvica* über. Ueber den in die Pleuroperitonealhöhle blickenden Abschnitt der Membran zieht die Wurzel des *Lig. vesicale laterale* hinweg. Der in den *Sinus pubicus* blickende Antheil der Membran liegt ventral, median, und ist unpaar. Die Aussenfläche

der *Membrana abdomino-pelvica* begrenzt vor allen Dingen den *Saccus iliacus* (Theil II, S. 471), weiter ventral das *Spatium inguinale* und die *Spatia praepubica* (Theil II, S. 529 und 530).

Die *Membrana abdomino-pelvica* wird ferner von einer Anzahl von Gebilden durchsetzt, von denen einige auch einen längeren Verlauf in ihr besitzen (siehe auch Theil II, S. 472). Der ventrale Ast des *N. XI* verläuft in ihr zum cranialen Rande des *M. compressor cloacae*, der *N. ischiadicus* durchsetzt sie vom *Sinus subvertebralis* aus gegen den *Saccus iliacus* hin und giebt in ihr den *N. vesicalis* ab, der aus der Membran heraus in das *Lig. vesicale laterale* eintritt (S. 269). Zusammen mit dem *N. ischiadicus* verlaufen die *A. iliaca communis* und ihre Fortsetzung, die *A. ischiadica*, sowie die *V. iliaca communis* (Fig. 89 auf S. 363). Die *A. iliaca communis* giebt innerhalb der Membran die *A. femoralis* ab, die *V. iliaca communis* bildet sich in ihr aus der *V. iliaca externa* und der *V. ischiadica* und tritt dann durch die Membran in den *Sinus subvertebralis.* Auch der *N. cruralis* durchsetzt, vom *Sinus subvertebralis* kommend, die *Membrana abdomino-pelvica* ganz weit vorn, um aus ihr in den *Saccus iliacus* einzutreten, zusammen mit der *A. femoralis.* Der aus dem *N. ischiadicus* und den *Vasa ischiadica* gebildete Strang wird am cranialen Rande des *M. compressor cloacae* von einem Muskelbündel umfasst, das von dem genannten Muskel abgesprengt und in die *Membrana abdomino-pelvica* eingewebt ist (S. 363, sowie Fig. 89). In der Umgebung der Eintrittsstelle des *N. ischiadicus* und der *A. iliaca communis* in die Membran findet sich in letzterer die Oeffnung, durch die der *Sinus subvertebralis* mit dem *Saccus iliacus* communicirt (Theil II, S. 523). —

Da, wo die *Membrana abdomino-pelvica*, aus der Beckenhöhle kommend, auf den Oberschenkel tritt, wird sie von dem *R. abdominalis* der *V. femoralis* durchbohrt, der hier aus dem *Saccus iliacus* in den *Sinus pubicus* tritt (Fig. 93). Ferner dringt durch den ventralen Abschnitt der Membran jederseits nahe der Mittellinie die *V. cutanea femoris anterior medialis* in den *Sinus pubicus*, und schliesslich vermitteln mehrere Oeffnungen, die nahe der Mittellinie in dem ventralen Abschnitt der Membran liegen, die Verbindung des *Sinus pubicus* mit dem *Spatium praepubicum medium* und durch dieses mit dem *Saccus abdominalis* (Theil II, S. 530).

B. Die Pleuroperitonealhöhle (*Cavum pleuroperitonei*). (Coelom, Leibeshöhle.)

B. Die Pleuroperitonealhöhle.

1. Begriff, Communicationen, Function.

1. Begriff, Communicationen, Function.

Die Pleuroperitonealhöhle stellt einen zwischen den Eingeweiden sich ausbreitenden grossen Spaltraum dar, der allenthalben mit einem platten Epithel ausgekleidet ist. Der Raum ist nicht absolut in sich geschlossen, sondern besitzt eine Anzahl von Communicationen mit anderen Räumen und, mittelbar, auch mit der Aussenwelt. Als solche Communicationen kommen in Betracht: 1. Stomata, 2. die Nephrostomen, 3. beim Weibchen die *Ostia abdominalia* der Oviducte.

Durch die Stomata (die allerdings nicht unbestritten sind, siehe

unten) communicirt die Pleuroperitonealhöhle mit dem *Sinus subvertebralis*, also mit dem Lymphgefässsystem; durch die Nephrostomen (siehe Niere) mit dem Venensystem, und durch die *Ostia abdominalia* der Oviducte mit diesen und, mittelbar, mit der Cloake und der Aussenwelt. Diese verschiedenen Communicationen zeigen, dass functionell die Pleuroperitonealhöhle der erwachsenen Frösche zu zwei Organsystemen in Beziehung steht: zum Gefässsystem und zum Genitalsystem. Sie ist in erster Linie ein grosser Lymphraum, der einerseits mit dem übrigen Lymphsystem zusammenhängt und andererseits directe Einmündungen in das Venensystem besitzt, daneben spielt sie eine Rolle als Durchgangsstation für die Eier auf dem Wege vom Ovarium zum Oviduct, eine Rolle, zu deren Erfüllung sie beim Weibchen durch die besondere Gestaltung des Epitheles noch speciell befähigt wird.

Durch ihr functionelles Verhalten ist die Pleuroperitonealhöhle des Frosches besonders interessant, weil sie bei der Larve sich anders verhält als beim metamorphosirten Thier, Anfangs primitive Anamnier-Zustände recapitulirt, dann aber den Amnioten-Zustand erreicht. Sie functionirt nämlich ursprünglich als Excretionsorgan, und wird dann erst zu einem Lymphraum. (Die Beziehung zum Genitalsystem kommt bei der Larve noch nicht in Frage.) Zum Excretionssystem tritt sie bei der Larve in Beziehung durch die Vorniere und die Urniere, die durch ihre in die Rumpfhöhle sich öffnenden Wimpertrichter Stoffe aus dieser entnehmen und nach aussen schaffen können. Diese Beziehung geht verloren, indem die Vorniere zu Grunde geht, die Urnieren-Nephrostomen aber ihre Verbindungen ändern. Während letztere bei der Larve aus der Rumpfhöhle in die Urnierencanälchen führen, verlieren sie später diese Mündung und erhalten eine solche in die *Vv. renales revehentes.* Im ersten Zustande wurden Excretionsstoffe in den Urnierengang und nach aussen geschafft, im zweiten die Lymphe aus der Rumpfhöhle in die Venen (siehe das Genauere bei der Niere).

2. Anordnung und Bau des Pleuroperitoneums.

2. Anordnung und Bau des Pleuroperitoneums.

Das Pleuroperitoneum, das die Rumpfhöhle auskleidet, überzieht alle Theile, die in das Lumen derselben blicken und zu deren Begrenzung beitragen. Gewöhnlich wird, wenn auch vielleicht nicht sehr zweckmässig, der Theil des Pleuroperitoneums, der die Wände der Höhle bildet, als *Pleuroperitoneum parietale*, der die Eingeweide überziehende als *Pleuroperitoneum viscerale* bezeichnet. Die Ausdehnung des visceralen Pleuroperitoneums an den einzelnen Organen ist verschieden, und dementsprechend verschieden ist auch die Art, wie der Uebergang des parietalen und des visceralen Pleuroperitoneums in einander erfolgt.

Organe, die derartig an der Wand der Pleuroperitonealhöhle liegen, dass sie letzterer nur eine Fläche zukehren, werden auch nur an dieser vom Pleuroperitoneum

überzogen, das aus der Umgebung von allen Seiten her an das betreffende Organ herantritt. Hier findet sich dann ein Theil des visceralen Peritoneums in ganz gleicher Flucht mit dem parietalen. Ist dagegen ein Organ tiefer hinein in den Raum der Pleuroperitonealhöhle verlagert, so wird es auch vollständiger vom Pleuroperitoneum bekleidet, das dann in Form eines Mesenteriums, d. h. einer peritonealen Duplicatur, an das Organ herantritt. Zwischen verschiedenen Organen spannt sich das Pleuroperitoneum in Form von Ligamenten aus, die auch den Charakter peritonealer Duplicaturen besitzen können. Auch die von der Wand zu Organen tretenden Mesenterien führen manchmal die Bezeichnung Ligament.

Seinem Bau nach besteht das Pleuroperitoneum aus einem Epithel und einer bindegewebigen Grundlage. Wie weit allerdings die letztere überall als eine selbständige Schicht nachweisbar und unterscheidbar ist, bleibt noch durch specielle Untersuchung festzustellen. Beachtung verdienen in dieser Hinsicht besonders die Bänder, die als Mesenterien zwischen der Wand und manchen der Organe ausgespannt sind. Der Charakter der peritonealen Duplicatur ist an einigen von ihnen ohne Weiteres deutlich, weil an dem Epithel und dem *Stratum proprium*, ausgesprochen; an anderen dagegen lässt sich präparatorisch nur eine einfache dünne Lamelle darstellen, an der somit der Charakter der Duplicatur lediglich durch den doppelseitigen Epithelbelag ausgedrückt zu sein scheint. Dies gilt z. B. von dem dorsalen Lebergekröse, von Abschnitten des *Lig. coronarium hepatis*, des *Lig. vesicale medium* und des *Lig. vesicale laterale.* Das feinere Verhalten der bindegewebigen Platte (falls eine solche überhaupt nachweisbar ist!) bleibt in diesen Fällen noch zu ermitteln.

Ausser Bindegewebsfasern und Bindegewebskörperchen enthält die Grundlage des Pleuroperitoneums elastische Fasern, Pigmentzellen, stellenweise glatte Muskelzellen, ferner marklose Nervenplexus und Gefässnetze. Die Pigmentzellen sind zahlreich vertreten und geben manchen Partieen des Pleuroperitoneums ein schwärzliches Aussehen (z. B. der *Membrana subvertebralis*; auch am Darmansatz des Mesenteriums sind sie zahlreich vertreten). Sie haben schöne verästigte Form. E. F. Hoffmann glaubt Nervenendigungen an ihnen gesehen zu haben. Auch mit den Bindegewebskörperchen zusammenhängende Nervenfasern werden von E. F. Hoffmann beschrieben, sowie Nervenendigungen im Bereiche der unten zu erwähnenden Stomata. Glatte Muskelzellen sind nachgewiesen im *Lig. coronarium hepatis* (durch Nussbaum) und im Mesovarium (durch Aeby, siehe S. 323).

Die Art, wie sich das Peritoneum mit anderen Theilen verbindet, ist an verschiedenen Orten verschieden. Entweder besteht eine ganz innige und feste Verbindung, oder eine sehr lose. In letzterem Falle ist das subseröse Gewebe durch weite ausgedehnte Lymphräume vertreten. Dies findet sich unter dem parietalen wie unter dem

visceralen Peritoneum, auch in den Mesenterien und den durch Doppellamellen gebildeten Ligamenten. Ausgedehntere Partieen des Pleuroperitoneums, die durch subseröse Lymphräume von der Unterlage abgehoben werden, können so den Charakter selbständiger Membranen annehmen, die beiderseits mit einem Zellbelag versehen sind: auf der dem Lumen der Pleuroperitonealhöhle zugekehrten Fläche mit dem Peritonealepithel, auf der der Bauchhöhle abgekehrten Fläche, die kurzweg als Rückseite bezeichnet werden kann, mit dem Endothel des Lymphsinus. Stellenweise ist die Abhebung keine ganz vollständige, vielmehr bleibt das Pleuroperitoneum noch durch eine grössere Anzahl bindegewebiger Stränge und Balken mit der Unterlage verbunden, und statt des grossen einheitlichen Sinus findet sich ein System unter einander zusammenhängender Maschenräume. Begrenzt werden die subserösen Lymphsinus, die eine sehr wichtige Besonderheit des Pleuroperitoneums der Frösche bilden, entweder durch Gebiete fester Verwachsung zwischen Pleuroperitoneum und Unterlage, theils durch dünne Scheidewände, die verschiedene subseröse Sinus von einander trennen. Wie schon bemerkt, setzen sich die Sinus auch in die Mesenterien an die Eingeweide fort; sie nehmen hier die Lymphgefässe der letzteren auf. Die specielle Anatomie der subserösen Lymphsinus wurde schon im II. Theil gegeben.

Die subserösen Lymphräume stellen Aufnahmestätten für die feineren visceralen Lymphräume dar und stehen mit den letzteren in Verbindung. Die ausgedehnteste unter den auf die geschilderte Weise zu Stande kommenden Membranen ist die an der dorsalen Rumpfhöhlenwand gelegene *Membrana subvertebralis*, die den *Sinus subvertebralis* von der Pleuroperitonealhöhle trennt. An der ventralen Wand der Rumpfhöhle sind die *Membrana subvesicalis* zu nennen, die durch den *Sinus pubicus* abgehoben ist, sowie die beiden Blätter des *Ligamentum falciforme hepatis* (*Sinus sternalis*). Der ausgedehnteste viscerale subseröse Lymphraum ist der *Sinus perioesophageus*, der das Pleuroperitoneum in Form der *Membrana perioesophagea* vom Oesophagus trennt.

Die genannten Membranen sind in Folge ihrer Dünne und Durchsichtigkeit zu histologischen Untersuchungen sehr geeignet und vielfach verwendet worden. (S. Mayer, Ranvier, E. F. Hoffmann.) Fasern und Zellen des Bindegewebes, elastische Fasern, prachtvolle ästige Pigmentzellen (so z. B. in der *Membrana subvertebralis*), Netze markloser Nervenfasern, Gefässnetze sind in ihnen leicht zur Anschauung zu bringen.

Epithel der Pleuroperitonealhöhle.

Das Epithel der Pleuroperitonealhöhle wird beim Männchen ausschliesslich durch eine einfache Schicht platter polygonaler, häufig auch länglicher Zellen gebildet, deren Kittlinien in bekannter Weise

durch *Argentum nitricum* gebräunt werden können. Beim Weibchen bilden sie nicht die einzigen Elemente, sondern zwischen ihnen sind in bestimmter Anordnung Flimmerzellen vorhanden. Letztere sind auch stark abgeplattet, besitzen aber geringere Flächenausdehnung als die nackten Serosa-Zellen, so dass sie bei Versilberung zwischen den grossen Polygonen der nackten Zellen schon durch ihre Kleinheit sich abheben. Die Flimmerzellen des weiblichen Bauchfelles beim Frosche stehen gruppenweise in verschieden gestalteten Inseln zusammen, die wieder unter einander durch schmale Brücken zusammenhängen. So entstehen thatsächlich Flimmerstrassen, die alle continuirlich schliesslich zu den Eileiteröffnungen hinführen. Auch die Inseln und Strassen von Flimmerzellen sind nicht gleichmässig über das ganze Bauchfell vertheilt, sondern besitzen eine gesetzmässige Anordnung; an einzelnen Orten stehen die Flimmerzellen sehr dicht, an anderen fehlen sie auf ausgedehnten Strecken ganz.

Genauere Angaben hierüber finden sich bei Thiry, Schweigger-Seidel und Dogiel, Waldeyer, Neumann und besonders neuerdings bei Nussbaum. Ganz besonders reichlich besetzt mit Flimmerzellen ist die ventrale Bauchwand in und neben der Mittellinie, also im Gebiete des Rectus, von der Herzspitze bis zum Becken. Hier sind sie so überwiegend vertreten, dass ihnen gegenüber die nackten Zellen Inseln bilden (Nussbaum). Dagegen bilden auf den seitlichen Bauchwänden die Flimmerzellen Inseln, und die nackten Zellen überwiegen. Sehr reichlich, und fast ausschliesslich, finden sich Flimmerzellen in der nächsten Umgebung des *Ostium abdominale tubae.* Der Bauchfellüberzug des trichterförmig verbreiterten Tubenanfangstheiles besitzt Flimmerepithel, ebenso findet es sich reichlich lateral davon auf dem *M. transversus*; ferner auf beiden Seiten des *Ligamentum triangulare hepatis* (d. h. des vorderen Theiles des *Lig. coronarium hepatis*); ausschliesslich Flimmerzellen enthält die *Rima hepatica transversa* (siehe S. 339); auch der Bauchfellüberzug der Leber besitzt nach Neumann's Entdeckung einen Ueberzug mit Flimmerepithel. Von weiter abgelegenen Theilen sind als mit Inseln resp. Strassen von Flimmerepithel versehen zu nennen: die *Membrana subvertebralis* (Schweigger-Seidel und Dogiel), das Mesotubarium, die laterale Lamelle des Mesovarium (Nussbaum). Andererseits fehlt die Wimperung einzelnen Partieen der Pleuroperitonealhöhle auch ganz. Dies ist, nach Nussbaum, der Fall im ***Recessus anterior*** der Pleuroperitonealhöhle, dorsal von dem *Lig. coronarium hepatis*, ferner in dem Raum zwischen dem Mesovarium und dem Mesenterium.

Die Flimmerung ist zu jeder Jahreszeit in Thätigkeit (Waldeyer). Die Flimmerzellen finden sich erst bei geschlechtsreifen Thieren (Thiry, Schweigger-Seidel und Dogiel, Neumann), während bei jungen unentwickelten Weibchen sich ganz ebenso wie bei gleichaltrigen Männchen der ganze Epithelbelag der Pleuroperitonealhöhle aus gleichmässig gestalteten platten nackten Epithelzellen zusammensetzt, von denen noch keine irgend eine Besonderheit erkennen lässt (Neumann).

Die functionelle Bedeutung der Flimmerzellen auf dem Bauchfell der weiblichen Frösche kann keinem Zeifel unterliegen: die Zellen besorgen den

Transport der in die Bauchhöhle entleerten Eier zum *Ostium abdominale tubae.* Dass die Richtung des Flimmerstromes thatsächlich gegen die genannte Oeffnung hin geht, hat schon Thiry (1862) bewiesen. Neuerdings hat Nussbaum die Frage wieder besonders erörtert. Es ergiebt sich aus dem Mitgetheilten, dass besonders prompt der Transport der Eier in der Mitte der ventralen Bauchwand stattfinden wird, weniger leicht an den Seitenwänden. Die Eier werden zunächst gegen die *Rima hepatica transversa* geschafft; haben sie diese erreicht, so gelangen sie ohne weitere Schwierigkeit in das Tuben-Ostium. Die Flimmerung der Leber, auf die Neumann aufmerksam machte, wird auch wegen der engen Nachbarschaft der Leber zu den Ostien für den Transport der Eier von Bedeutung werden. Wie die Eier, die in die, der Flimmerzellen völlig entbehrenden, *Recessus anteriores* gelangen, aus den letzteren wieder herausgeschafft werden, wurde bereits erörtert (S. 345).

Die Flimmerzellen auf dem Bauchfell der weiblichen Frösche wurden 1862 von Thiry, dann aufs Neue selbständig von Schweigger-Seidel und Dogiel 1866 entdeckt. Später behandelt wurden sie von Waldeyer, Neumann und neuerdings von Nussbaum (1895).

Die stark abgeflachte Form der Pleuroperitonealepithelzellen ist nicht von Anfang an vorhanden. In früher Embryonalzeit sind die Zellen höher, kubisch gestaltet, und die Abflachung tritt erst im Laufe der weiteren Entwickelung ein; auf den Keimdrüsen etwas später als an den anderen Regionen (Nussbaum). Speciell verfolgt und bezüglich der in Frage kommenden ursächlichen Momente beleuchtet wurden diese Formwandlungen durch Solger. Derselbe machte auch auf rundliche, körnige, mit deutlichem Kern versehene Zellen aufmerksam, die nach vollendeter Metamorphose auf dem Coelomepithel des Darmes einzeln oder paarweise zwischen den bereits abgeflachten Elementen zum Vorschein kommen. Sie werden später protoplasmaärmer und nehmen das Aussehen der anderen Coelomepithelzellen an. Nach Solger stammen sie aus den tieferen Schichten und dringen von hier aus an die Oberfläche zwischen die Epithelzellen ein, diese vermehrend. Dass das Eindringen zelliger Elemente zwischen die Coelomepithelzellen überhaupt vorkommt, fand Solger auch bestätigt an dem Dünndarm einer im März frisch eingefangenen einjährigen *Rana fusca*: hier waren sternförmige Pigmentzellen aus der Tiefe in das Epithel eingewandert.

Stomata (Enfoncements citernaux).

Bei beiden Geschlechtern kommen zwischen den grossen Zellen des Pleuroperitoneums Bildungen vor, die als Stomata bezeichnet und von einer grossen Anzahl von Autoren auch als Oeffnungen aufgefasst werden, deren Bedeutung als solche aber nicht unbestritten ist. Sie wurden 1866 von Schweigger-Seidel und Dogiel an der *Membrana subvertebralis* entdeckt und als die präformirten Communicationsöffnungen zwischen der Pleuroperitonealhöhle und dem *Sinus subvertebralis* angesprochen, durch welche auch corpusculäre Bestandtheile aus der Bauchhöhle in das Lymphgefäss-System übergeführt werden könnten. Andeer giebt an, dass sie nicht nur auf dem parietalen, sondern auch auf dem visceralen Pleuroperitoneum vorkommen, und zwar auf allen Organen.

Auf der *Membrana subvertebralis*, wo sie am sichersten bekannt sind, stellen sie Gruppen von länglich spindelförmigen, grossen Peritonealzellen dar, die radiär um ein Centrum angeordnet sind. Dem Centrum benachbart liegen die Kerne der Zellen. Nach Schweigger-Seidel und Dogiel wird das Centrum von einer ovalen oder runden Lücke eingenommen, die alle drei Schichten des Pleuroperitoneums: Epithel, *Stratum proprium* und lymphatisches Endothel, durchsetzt

und scharf begrenzt ist. Nach Andeer wird jede Oeffnung von einem glatten Sphinctermuskel umgeben; E. F. Hoffmann fand im Bereiche der Stomazellen Nervenendigungen. Grösse und Vertheilung der „Stomata" sind nach Schweigger-Seidel und Dogiel nicht regelmässig. Ihr Durchmesser ist circa 0,030 mm, der Abstand zwischen den einzelnen beträgt 0,10 mm oder mehr, selten weniger. Auf der *Membrana subvertebralis* stehen sie so zahlreich, dass die ganze Membran siebartig durchlöchert erscheint.

Gegen die Auffassung der fraglichen Bildungen als „Stomata" ist verschiedentlich Einspruch erhoben worden (Tourneux und Hermann, Solger, Jourdain). Das Vorhandensein einer wirklichen Oeffnung wird bestritten; vielmehr soll die von den radiären Zellen umgebene Vertiefung *de facto* in ihrem Grunde durch protoplasmareiche runde Zellen geschlossen sein, die ganze Bildung soll ein Zellenbildungscentrum vorstellen. Solger betont entschieden, dass in der Mehrzahl der Fälle eine Communication mit dem benachbarten Lymphraum durchaus nicht nachweisbar ist. Die protoplasmareichen Zellen, die den Grund der Vertiefungen einnehmen, betrachtet Solger als aus tieferen Mesodermschichten stammende Elemente, die an die freie Oberfläche wandern, um sich weiterhin den Coelomzellen der Umgebung zu assimiliren. In gewissem Sinne vermittelnd ist die Anschauung von Ranvier, nach der nur auf der peritonealen Seite permanente Oeffnungen vorhanden sind, während die Zellen des lymphatischen Endothels des *Sinus subvertebralis* eine Art Ventil mit beweglichen Lippen bilden, d. h. gewöhnlich eng an einander liegen, aber von durchtretenden Lymphzellen aus einander gedrängt werden können.

3. Configuration der Pleuroperitonealhöhle; Uebersicht über den Verlauf des Pleuroperitoneums.

3. Configuration der Pleuroperitonealhöhle; Uebersicht über den Verlauf des Pleuroperitoneums.

Die Pleuroperitonealhöhle des Frosches besteht aus einem grossen einheitlichen Raume, an den sich cranial wie caudal paarige Recessus anschliessen: *Recessus anteriores* und *Recessus posteriores*. Cranial wie caudal ist also die Pleuroperitonealhöhle paarig; die Trennung der paarigen Recessus von einander wird durch median gelagerte Organe und verbindende peritoneale Bänder bedingt. In dem einheitlichen Gebiet der Pleuroperitonealhöhle ist eine partielle Scheidung in eine rechte und eine linke Hälfte durch das Mesenterium angedeutet; diese Scheidewand, die von der dorsalen Wand in der Mittellinie ausgeht, reicht aber nicht bis zur ventralen Wand der Pleuroperitonealhöhle, sondern hört auf halbem Wege mit einem freien Rande auf, der den Darm enthält. Die Pleuroperitonealhöhle dehnt sich aus: am Darmcanal, vom Anfang des Oesophagus bis nahe an das Ende der Cloake, an dem hinteren Theil des *Saccus laryngotrachealis* und den Lungen, am *Pericard* und *Sinus venosus cordis*, an Leber, Pancreas, Milz und den Urogenitalorganen. Die *Recessus anteriores* gehen weit in den Hauptraum über und beherbergen ausser den Lungen noch zahlreiche andere Organe.

Die Organe des *Apparatus intestinalis* und die des *Apparatus urogenitalis* zeigen bezüglich ihrer Lage die bemerkenswerthe Verschiedenheit, dass die ersteren entweder direct in der Mittelebene gelagert sind oder doch von der Mittelebene aus in den Raum der Pleuroperitonealhöhle vorspringen, während die letzteren durchaus lateral, symmetrisch in den Seitentheilen der Pleuroperitonealhöhle liegen. Dies erklärt sich leicht dadurch, dass das Darmrohr selbst unpaar ist und ursprünglich in der Medianebene des Körpers verläuft, wohingegen die Urogenitalorgane von vornherein symmetrisch, paarig angelegt werden. Die Urogenitalorgane liegen an der Dorsalwand der Pleuroperitonealhöhle, in deren Gebiet das Pleuroperitoneum in grösster Ausdehnung durch den *Sinus subvertebralis* abgehoben und zu der selbständigen *Membrana subvertebralis* gestaltet ist.

Das Darmrohr bietet die einfachsten Verhältnisse in dem Abschnitt von der *Flexura duodenalis secunda* bis zur Cloake. In diesem ganzen Gebiete wird es durch ein Mesenterium (dessen hinterster Abschnitt als Mesorectum zu bezeichnen ist) an die dorsale Wand der Pleuroperitonealhöhle befestigt. Das Mesenterium kommt dadurch zu Stande, dass die *Membranae subvertebrales* beider Seiten neben der Mittellinie ventralwärts umbiegen (in die *Laminae mesenteriales* bezw. *Laminae mesorectales*) und, nach Bildung einer hohen Doppellamelle, um das Darmrohr herum in einander übergehen. Das Darmrohr liegt somit in dem freien Rande des Mesenteriums. Die *Radix mesenterii*, d. h. seine Abgangsstelle von der dorsalen Wand der Pleuroperitonealhöhle, liegt durchaus median, ventral von der Wirbelsäule; dagegen lagert sich das Darmrohr in Folge seiner beträchtlichen Länge in zahlreichen Schlingen in der Leibeshöhle und das Mesenterium zeigt dementsprechend vielfache Faltungen und Drehungen.

Nicht minder einfach liegen die Verhältnisse am caudalen Ende der Pleuroperitonealhöhle, wo die letztere paarig wird. Hier liegt das Ende des Darmrohres, die Cloake, durchaus median, noch eine Strecke weit an ihrem lateralen Umfang vom Peritoneum bedeckt, das auf jeder Seite die caudale Fortsetzung der *Lamina mesenterialis* darstellt. Die beiden Platten gehen aber nicht um den ventralen Umfang des Darmrohres in einander über, sondern setzen sich bis an die ventrale Bauchwand fort und bilden so ein *ventrales Mesenterium*, in dem noch die von der Cloake aus entstandene Harnblase

eingeschlossen ist, und das natürlich mit einem cranialwärts gekehrten freien Rande abschliesst. Durch diese Fortsetzung des dorsalen Mesenteriums in ein ventrales kommt eben die Zerlegung der Pleuroperitonealhöhle an ihrem caudalen Ende in zwei paarige *Recessus posteriores* zu Stande.

Principiell ebenso, aber doch erheblich alterirt, liegen die Verhältnisse am vorderen Abschluss der Pleuroperitonealhöhle. Auch hier ist ein ventrales Mesenterium ausgebildet, in dem auch ein vom Darm aus entstandenes Organ, die Leber, gelagert ist, auch hier besteht also jederseits von der dorsalen zur ventralen Wand ausgespannt eine Peritonealplatte, deren dorsaler Theil die directe craniale Fortsetzung einer *Lamina mesenterialis* ist, und die ich in ihrer ganzen Ausdehnung von der dorsalen bis zur ventralen Rumpfhöhlenwand als *Lamina mediastinalis* bezeichnen möchte. Zwischen den beiderseitigen *Laminae mediastinales* (in mediastinaler Lagerung) liegen Herz und Herzbeutel und ausserdem wären hier das Darmrohr und die von ihm ausgehenden Theile, der *Saccus laryngotrachealis* sowie Pancreas und Leber, zu erwarten. Die beiden Lungen springen jederseits von einer *Lamina mediastinalis* aus in einen *Recessus anterior* vor.

Die schon angedeutete Complication liegt nun darin, dass das Darmrohr in diesem Gebiete in Folge beträchtlichen Längenwachsthums sich aus der Mittellinie heraus nach links hin verlagert hat. Nur der Anfangstheil des Oesophagus mit dem *Saccus laryngotrachealis* liegt noch median, der grössere Theil des Oesophagus aber, ferner der Magen und das *Duodenum* bis zur *Flexura duodenalis secunda* sind durchaus nach links verlagert. Im Zusammenhang damit steht das Verhalten des Pleuroperitoneums, das rechts und links verschieden ist, rechterseits einfacher als links. Nur ganz dorsal, am Abgang von der dorsalen Rumpfhöhlenwand, und ventral, in dem Abschnitt, der an die ventrale Rumpfhöhlenwand tritt, verhalten sich die rechte und die linke *Lamina mediastinalis* gleich, symmetrisch; dazwischen aber zeigt die linke sehr beträchtliche Complicationen.

4. Specieller Verlauf des Pleuroperitoneums.

4. Specieller Verlauf des Pleuroperitoneums.

In diesem Abschnitte soll das specielle Verhalten des Pleuroperitoneums im Zusammenhange dargestellt werden. Da die Peritonealbefestigungen der einzelnen Organe bereits bei diesen selbst

Erwähnung und zum Theil auch genauere Schilderung fanden, so wird hier in vielen Punkten auf die bei den einzelnen Organen gemachten Angaben verwiesen werden können.

Der besseren Uebersichtlichkeit halber ist die Schilderung in einzelne Abschnitte zu gliedern, nämlich: a) *Pars affixa* des Pleuroperitoneums an der ventralen und lateralen Bauchwand; b) *Membrana subvertebralis;* c) *Recessus anteriores*, *Laminae mediastinales;* d) Mesenterium und Mesorectum; e) Verhalten des Pleuroperitoneums am caudalen Ende der Rumpfhöhle.

a) Pars affixa des Pleuroperitoneums an der ventralen und lateralen Bauchwand.

a) *Pars affixa* des Pleuroperitoneums an der ventralen und lateralen Bauchwand.

Das Pleuroperitoneum überzieht gleichmässig die ventrale Bauchwand in dem Gebiete von der vordersten Rectus-Inscription an caudalwärts bis zur Mitte des hintersten Rectus-Segmentes. An der erstgenannten Stelle geht es über in das median gelagerte *Ligamentum falciforme hepatis*, an dem letztgenannten, caudalen Endpunkte in das *Ligamentum vesicale medium* und die *Membrana subvesicalis.*

Verfolgt man in dem so begrenzten Gebiete den Verlauf des Pleuroperitoneums, so findet man zunächst, dass in der ventralen Mittellinie die *V. abdominalis* von dem Peritoneum überzogen wird. Lateral von ihr ist das Peritoneum mit der Dorsalfläche des *M. rectus* und weiterhin mit der Innenfläche des *M. transversus* eng verbunden. An der letzteren geht es auf die dorsale Bauchwand über, die es bis zur Grenzlinie der *Membrana subvertebralis* überzieht. Vom caudalen Transversusrande aus geht es auf die *Membrana abdominopelvica* über.

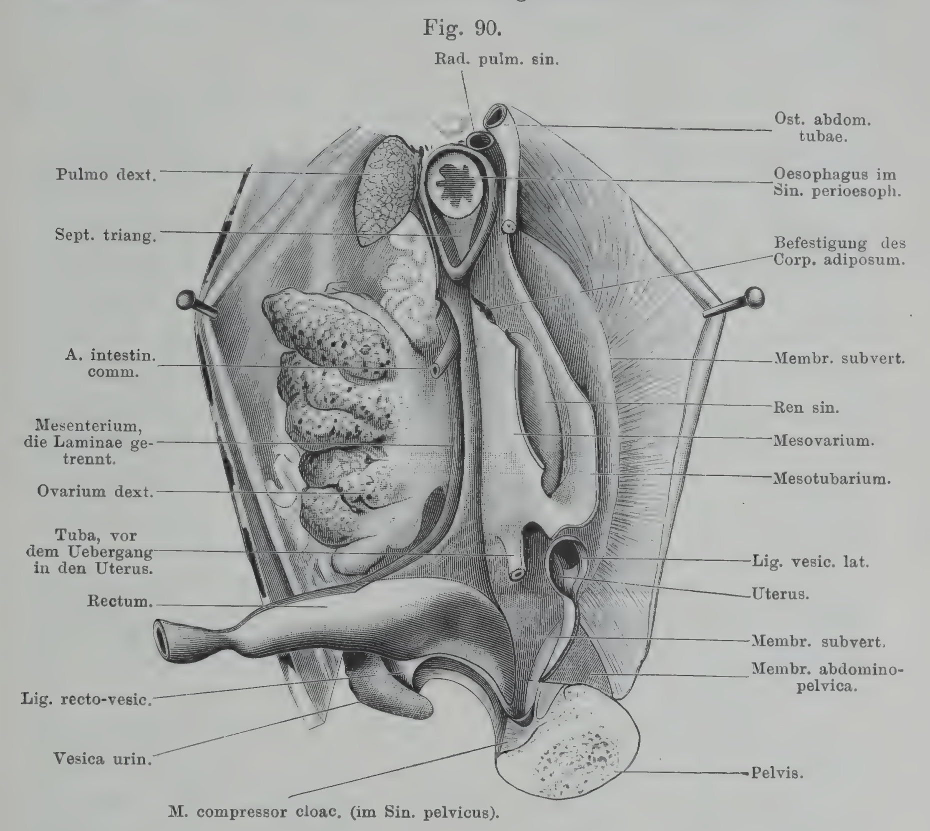
b) Membrana subvertebralis.

b) *Membrana subvertebralis.*

Die *Membrana subvertebralis* jeder Seite (siehe S. 372) beginnt cranial: am scharfen, medial- und caudalwärts gekehrten Rande der *Pars vertebralis* des *M. transversus abdominis.* Längs dieses Randes, vom *Processus transversus* des vierten Wirbels bis nahe an den Oesophagus [doch nicht ganz bis an denselben; siehe unter c)] verlässt der vordere Theil der *Membrana subvertebralis* die feste dorsale Bauchwand. Vom *Processus transversus* des vierten Wirbels aus geht die Grenzlinie der Membran auf die Innenfläche des *M. transversus* über und zieht auf dieser caudalwärts (siehe Fig. 144 auf S. 521 des

II. Theiles). Bis zum *Processus transversus* des fünften Wirbels hält sie sich dicht am Seitenrande des *M. iliolumbaris;* von hier an caudalwärts weicht sie mehr lateralwärts ab und zieht in einiger Entfernung seitlich von dem Rande des genannten Muskels hin. Etwa

Fig. 90.



Die wesentlichsten peritonealen Bänder beim Weibchen. Linke Hälfte der Leibeshöhle. Das Becken ist median durchschnitten, die linke Hälfte nach links umgelegt, die rechte entfernt. Der grösste Theil des linken Oviductes ist entfernt. Das Mesogastrium ist nicht dargestellt. Zweimal vergrössert

in der Gegend des vorderen Endes des *Os ilium* ist die Entfernung der Grenzlinien der beiderseitigen *Membranae subvertebrales* von einander am bedeutendsten; von hier aus caudalwärts convergiren die beiderseitigen Linien, d. h. sie nähern sich der Mittellinie. Doch zieht die Grenzlinie auf jeder Seite immer noch in einiger Entfernung lateral von dem *Os ilium* caudalwärts, überschreitet dann den caudalen Rand des *M. transversus*, tritt über die *Membrana abdomino-pelvica* auf die Innenfläche des *M. compressor cloacae* und biegt auf diesem ventralwärts in die Ursprungslinie des dorsalen Blattes des *Lig.*

vesicale laterale um. Dies geschieht in kurzer Entfernung cranial von dem vorderen Rande des Theiles des *M. compressor cloacae*, der sich eng an die Cloake anlegt. Hier hört also die *Membrana subvertebralis* als solche auf und biegt in den Theil des Peritoneums um, der den caudalen Abschluss des *Recessus retrovesicalis* der Peritonealhöhle bildet.

Eine mediale Begrenzung der *Membranae subvertebrales* wird gebildet durch den Uebergang der Membranen in die *Laminae mesenteriales* im weitesten Sinne, d. h. in die Platten des dorsalen Mesenteriums in der ganzen Länge der Pleuroperitonealhöhle, also auch im Gebiete der *Recessus anteriores* und *posteriores*. Die Umbiegung der *Membranae subvertebrales* in die *Laminae mesenteriales* erfolgt in den einzelnen Abschnitten der Rumpfhöhle in verschiedener Entfernung von der Mittellinie, im Uebrigen aber in bestimmten Linien. Denn trotzdem die Membranen der dorsalen Rumpfhöhlenwand nur lose anliegen, werden sie doch durch Fäden, die theils zur dorsalen Rumpfhöhlenwand gehen, theils die *Laminae mesenteriales* unter einander verbinden, so fixirt, dass ein Abheben in ganzer Ausdehnung unmöglich ist.

Der hinterste Theil der *Membrana subvertebralis* geht von der *Membrana abdomino-pelvica* und dem *M. compressor cloacae* aus direct an den lateralen Umfang des Rectum und der Cloake (siehe Mesorectum und Verhalten des Pleuroperitoneums am caudalen Abschluss der Pleuroperitonealhöhle).

Die *Membranae subvertebrales* trennen den *Sinus subvertebralis* von der Pleuroperitonealhöhle (S. 372).

Im Bereiche der *Membrana subvertebralis* jeder Seite liegen die Urogenital-Organe: die Niere mit dem *Ductus deferens*, die Geschlechtsdrüse mit dem Fettkörper, und dazu beim Weibchen der grösste Theil des Oviductes. Die Art, wie die genannten Organe mit der Membran verbunden sind, ist verschieden; während einige derartig in sie eingeschlossen sind, dass nur ein Theil der Oberfläche in die Pleuroperitonealhöhle, ein anderer aber in den *Sinus subvertebralis* blickt, kommt es bei anderen (Oviducte) zur Bildung von Mesenterien.

Die Lage der genannten Organe zu einander ist so, dass zunächst von der Mittellinie (der *Radix mesenterii*) die Geschlechtsdrüse liegt, der sich vorn der Fettkörper anschliesst; lateral von der Geschlechtsdrüse folgt die Niere, und lateral von dieser noch beim Weibchen die *Pars convoluta tubae*. Der *Uterus* liegt in der Hauptsache caudal von der Niere, retroperitoneal, ebenso der *Duc-*

tus deferens. Im hintersten Gebiete der *Membrana subvertebralis* beginnt auch noch das *Lig. vesicale laterale*; dasselbe wird aber erst im nächsten Abschnitt zur Sprache kommen.

Die Niere liegt bei beiden Geschlechtern gleich, vom siebenten Wirbel an nach rückwärts. Ihr Verhalten zum Peritoneum und zum *Sinus subvertebralis* ist ausführlich auf S. 243 erörtert; es genügt hier, zu wiederholen, dass die Niere retroperitoneal gelagert ist und nur ein Theil der Ventralfläche einen eng anliegenden Ueberzug vom Peritoneum erhält, während dem caudalen Drittel und einem schmalen medialen Streifen der beiden vorderen Drittel die *Membrana subvertebralis* nur lose aufliegt.

Männchen. Von der medialen Grenzlinie des Peritoneums auf der ventralen Nierenfläche spannt sich die *Membrana subvertebralis* medialwärts und caudalwärts aus. Caudal von der Niere ist ihr Verhalten am einfachsten: sie überzieht hier noch einen Theil des *Ductus deferens* resp. (bei *Rana fusca*) der Samenblase (siehe S. 261) und biegt dann ventralwärts zum Rectum herüber. Medialwärts dehnt sie sich in diesem Gebiet bis nahe an die Mittellinie aus und biegt dann ebenfalls ventralwärts zum Rectum um, so die *Lamina mesorectalis* bildend. Im Gebiete der Niere selbst trifft man vorher, noch bevor die Umbiegung der *Membrana subvertebralis* in die *Lamina mesorectalis* resp. *mesenterialis* erfolgt, auf das Anlagerungsgebiet des Hodens und des Fettkörpers. Es ist lang und schmal und zieht sich so längs der *Radix mesenterii* hin; sein vorderes Ende reicht über das vordere Ende der Niere hinaus, sein hinteres erreicht dagegen die caudale Spitze der Niere nicht. Beide Organe sitzen, streng genommen, der *Membrana subvertebralis* unmittelbar auf, und nur am caudalen Ende des Hodens kommt es wirklich zur Bildung einer höheren peritonealen Duplicatur, die mit freiem caudalem Rande aufhört (*Ligamentum triangulare testis*). Doch wird gewöhnlich der schmale laterale Streifen der *Membrana subvertebralis*, der von der Niere zum Hoden zieht, mit dem medialen, der vom Hoden bis zur *Radix mesenterii* reicht, als *Mesorchium* zusammengefasst. Das Befestigungsgebiet des Hodens ist bei *Rana fusca* ausgedehnter als bei *Rana esculenta*; es reicht bei *Rana fusca* weiter nach vorn, doch auch hier nicht bis zur vorderen Nierenspitze. Der scharfe Rand des *Lig. triangulare* entspricht bei beiden Arten etwa der Grenze zwischen dem mittleren und dem hinteren Nierendrittel und läuft auf die Partie der *Membrana subvertebralis* aus, die dem hinteren Nierendrittel lose aufliegt. Lateral von der Niere liegt der rudimentäre Müller'sche Gang in die *Membrana subvertebralis* eingeschlossen.

Weibchen. Das Verhalten der Keimdrüse und des Fettkörpers zum Peritoneum ist beim Weibchen im Princip das gleiche, wie beim Männchen. Auch hier sitzt das Ovarium in langer Linie der *Membrana subvertebralis*, ventral vom medialen Nierenrande, auf, und die lateral und medial davon befindlichen Streifen der Membran werden als *Mesovarium* zusammengefasst. Die Ausdehnung desselben ist länger als die des Mesorchium; sein hinterer scharfer Rand (— auch hier kann von einem *Ligamentum triangulare ovarii* gesprochen werden —) liegt etwa an gleicher Stelle wie der des Mesorchiums beim Männchen, vorn dagegen fällt die Grenze der Eierstocks-Befestigung etwa mit dem vorderen Nierenrande zusammen. Im Gegensatz zu dem Verhalten des Hodens ragt das Ovarium mit seinem vorderen und hinteren Pol beträchtlich über das Gebiet des Mesovarium hinaus. Dies ist auch der Grund, weshalb die Beziehungen des Fettkörpers zum Ovarium keine so innigen sind, wie zum Hoden. Im Uebrigen sitzt auch beim Weibchen der Fettkörper vor dem Mesovarium in

langer schmaler Linie der *Membrana subvertebralis* dicht neben der *Radix mesenterii* auf. Der scharfe Rand des *Ligamentum triangulare ovarii* läuft auf die craniale Platte des Mesotubarium aus, während in der Hauptsache die laterale Platte des Mesovarium sich caudal in die Auskleidung des *Recessus utero-renalis* fortsetzt. (Ueber Flimmerepithel des Mesovarium siehe S. 373, über glatte Muskelzellen in demselben S. 323.) Die grösste Differenz im Gebiete der *Membrana subvertebralis* wird beim Weibchen durch den Oviduct bedingt, der zum grössten Theil in ihrem Bereiche liegt. Nur die *Pars recta tubae* ist im *Recessus anterior* der Pleuroperitonealhöhle dem *M. transversus* aufgelagert; vom Hinterrande der *Pars vertebralis* des genannten Muskels an erhebt sich auf der *Membrana subvertebralis* das Mesotubarium, das die *Pars convoluta tubae* an der genannten Membran befestigt. Anfangs niedrig, später höher werdend, zieht es mit ganz schmaler Befestigungslinie lateral von der Niere über die *Membrana subvertebralis* caudalwärts und biegt dann etwa auf der Grenze zwischen dem mittleren und dem hinteren Nierendrittel medialwärts auf den vorderen Theil des Uterus um. Hier ändert also das Mesotubarium seine Richtung: während es Anfangs longitudinal verlief, ist der hinterste Theil quer gestellt. Medial von der Einmündungsstelle der Tube in den Uterus gehen die beiden Lamellen des Mesotubarium in einander über, d. h. das Mesotubarium hört mit einem medialwärts blickenden Rande auf, in den das zum Uterus tretende Endstück der Tube eingelagert ist. Auf dieses Endstück der Tube oder hart lateral von ihm läuft der caudale Rand des Mesovarium aus. (Epithel des Mesotubarium siehe S. 373.)

Der Uterus liegt zum grössten Theil retroperitoneal. Die *Membrana subvertebralis* überzieht seine Ventralfläche in grösster Ausdehnung, und tritt von ihm aus (— nahe dem caudalen Ende und nahe dem medialen Rande —) zum Rectum herüber, so die *Lamina mesorectalis* bildend. Etwa in der Mitte der Uteruslänge greift vom lateralen Rande her das Ursprungsgebiet des *Ligamentum vesicale laterale* auf den Ventralumfang des Uterus über. Die Hauptcomplication im Verhalten des Peritoneums wird durch den vordersten Theil des Uterus bedingt, der ventral von dem caudalen Drittel der Niere gelagert ist. Das Peritoneum, das auf der Grenze des mittleren und des caudalen Drittels der Niere die Ventralfläche derselben verlässt, tritt zum cranialen Uterusrande herüber, aber unter Bildung einer caudalwärts gerichteten, cranialwärts offenen Tasche, des *Recessus utero-renalis*, dessen ventrale Begrenzung somit durch das Peritoneum gebildet wird, das dem Dorsalumfang des vordersten Uterustheiles (lose) anliegt. Die Tasche wird medial begrenzt durch den Uebergang des sie auskleidenden Peritoneums in die laterale Lamelle des Mesovarium, und durch das *Lig. triangulare ovarii*, lateral durch das Mesotubarium. Der transversal verlaufende Theil des Mesotubarium wurzelt am vorderen Rande des Uterus; seine craniale Lamelle ist die unmittelbare Fortsetzung der Auskleidung des *Recessus utero-renalis*.

c) Recessus anteriores. Laminae mediastinales.

c) *Recessus anteriores. Laminae mediastinales.*

Der *Recessus anterior* jeder Seite besitzt eine beträchtliche Ausdehnung in cranio-caudaler Richtung. Da er mit weiter Oeffnung in den einheitlichen Raum der Pleuroperitonealhöhle übergeht, so ist keine scharfe caudale Begrenzung vorhanden, und es können die Organe des Recessus sich in den einheitlichen Raum der Pleuro-

peritonealhöhle vorschieben und umgekehrt. Wichtiger ist es, eine caudale Grenze für die Ausdehnung der *Lamina mediastinalis* festzusetzen. Als solche muss zunächst der freie Rand des *Lig. falciforme hepatis* angesehen werden, da das letztere den zwischen Leber und ventraler Bauchwand ausgespannten Theil des ventralen Mesenteriums (S. 377) darstellt; zwischen Darm und Leber ist eine caudale Grenze der *Lamina mediastinalis*, wenigstens den speciellen Verhältnissen beim Frosch entsprechend, am bequemsten entsprechend dem Pancreas anzunehmen, das den *Ductus choledochus* einschliesst und von der Leber zum Duodenum leitet.

Dass der Hülfsbegriff *Lamina mediastinalis* keine stricte Homologie mit der „*Pleura mediastinalis*" der Säuger ausdrücken soll, ergiebt sich bei Berücksichtigung der Ausdehnung der *Lamina mediastinalis* in caudaler Richtung von selbst. Die *Recessus anteriores* entsprechen nicht etwa nur den „Pleuralhöhlen" der Säuger, sondern umfassen auch noch das Gebiet der Hypochondrien. Es ist mir ferner auch sehr wohl bewusst, dass hier mit dem Namen *Lamina mediastinalis* Abschnitte des Pleuroperitoneums zusammengefasst sind, die gewöhnlich als einzelne Bänder von sehr verschiedener Bedeutung aufgefasst und geschildert werden. So verliert hier das „Mesogastrium" die ihm sonst zugesprochene Bedeutung einer cranialen Fortsetzung des Mesenteriums, und das „dorsale Lebergekröse" erhält dafür zum Theil die Bedeutung eines Abschnittes des „ventralen Mesenteriums". Zu der hier gegebenen Form der Darstellung veranlasste mich vor Allem der Umstand, dass dorsal wie ventral der Abgang der „*Lamina mediastinalis*" von der Bauchwand ganz symmetrisch auf beiden Seiten erfolgt, und dass, wenn man rechts wie links eine durchgehende „*Lamina mediastinalis*" zu verfolgen sucht, eine andere Zusammenfassung nicht möglich ist. Dass bei den langschwänzigen Amphibien, die ein continuirliches *Ligamentum hepato-entericum* (Klaatsch) besitzen, eine solche Zusammenfassung nicht möglich wäre, ist mir ebenfalls wohl bewusst, und ich möchte bis auf Weiteres die Bezeichnungen nur als im Interesse einer vereinfachten Form der Darstellung der thatsächlichen ausgebildeten Verhältnisse aufgefasst wissen. Auf die entwickelungsgeschichtlichen Vorgänge, wie sie durch Goette, Brachet, Mathes geschildert sind, kann, zumal in dieser Hinsicht doch speciell für Rana noch Manches zu thun ist, nicht mehr eingegangen werden. Sie führen, das sei noch bemerkt, dazu, die weitgehenden Uebereinstimmungen im Verhalten beider „*Laminae mediastinales*" als nur scheinbar resp. als ganz secundärer Natur und die so benannten Platten als gänzlich ungleichwerthige Gebilde zu betrachten.

Die Gebilde, die zwischen den beiden *Recessus anteriores* der Pleuroperitonealhöhle liegen oder von deren medialen Wänden aus in die Recessus selbst einragen, und zu denen somit die *Laminae mediastinales* in Beziehung treten, sind: der Oesophagus, der Magen, der caudale Theil des Laryngotrachealsackes und die beiden Lungen, das Herz mit dem Herzbeutel und einigen der grossen Gefässe (*V. cava posterior*, *Vv. cavae anteriores*, *V. pulmonalis*), die Leber

und das Pancreas; dazu kommen beim Weibchen die vorderen Abschnitte der Oviducte. Von diesen Organen liegt zunächst das Anfangsstück des Oesophagus in der Mittellinie ventral von der Wirbelsäule; es blickt nur mit seinem ventralen Umfange gegen die Pleuroperitonealhöhle, während der dorsale Umfang in den *Sinus subvertebralis* sieht (S. 67). Der bei Weitem längste Abschnitt des Oesophagus und der Magen weichen dagegen sehr beträchtlich von der Mittellinie nach links hin ab und liegen im Raume des linken *Recessus anterior*, aus dem sich der Magen auch beträchtlich caudalwärts in den Hauptraum der Pleuroperitonealhöhle vorschiebt. Der hintere Theil des Laryngotrachealsackes befindet sich ventral von dem Oesophagus in mediastinaler Lage, die beiden Lungen ragen dagegen frei in die *Recessus anteriores* von deren medialen Wänden aus vor. Die rechte Lunge besitzt somit nur in ihrem Anfangstheile Beziehungen zu dem Oesophagus, während die linke im *Recessus anterior sinister* sich neben den Oesophagus lagert. Herz, Herzbeutel und die erwähnten grossen Gefässe liegen durchaus mediastinal, ventral und caudal von dem Laryngotracheal-Sack. Von der Leber liegt der Mittellappen mit dem *Lobus descendens* in mediastinaler Lage, während die Seitenlappen mit ihren vorderen Abschnitten in die *Recessus anteriores* einragen, über deren Gebiet die hinteren Abschnitte der Lappen beträchtlich caudalwärts hinausragen. Das Pancreas liegt zwischen beiden *Laminae mediastinales*, schiebt aber Fortsätze nach verschiedenen Richtungen vor.

Die *Pars recta* der Tube des Weibchens liegt schliesslich auf jeder Seite im *Recessus anterior* in lateraler Lage; ihr Anfangsstück umgreift von vorn die Lungenwurzel und läuft am lateralen Umfang des Herzbeutels aus (S. 337).

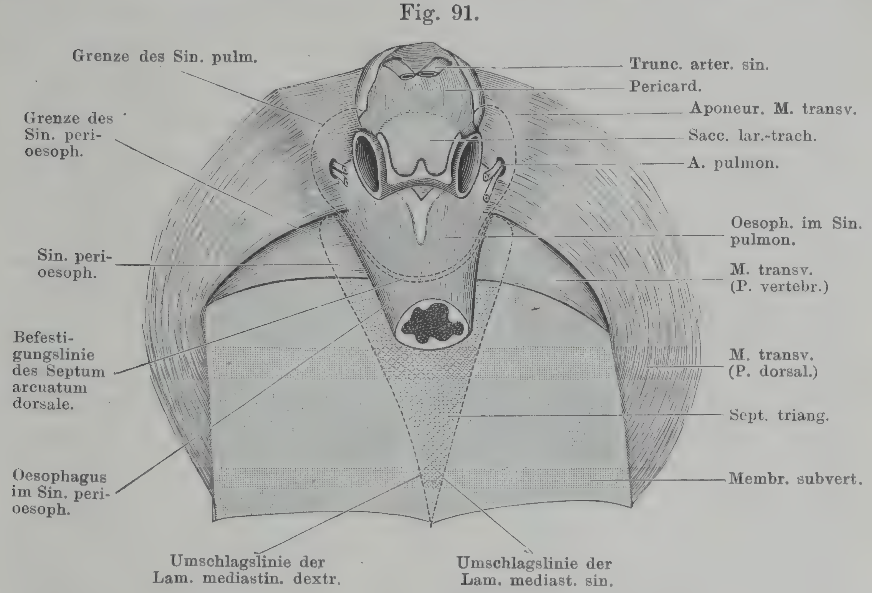
Demzufolge sind die Verhältnisse im rechten *Recessus anterior* einfacher als im linken, und beim Männchen einfacher als beim Weibchen (der Müller'sche Gang des Männchens ist so dünn, dass er sich kaum aus dem Pleuroperitoneum hervordrängt). Rechts liegen beim Männchen nur Lunge und Seitentheile der Leber, links kommen dazu der grösste Theil des Oesophagus und der Magen. Beim Weibchen schliesslich kommt jederseits die *Pars recta tubae* dazu.

Das Verhalten des Pleuroperitoneums gestaltet sich nun folgendermaassen.

Von der dorsalen Wand des *Recessus anterior* biegt es jederseits in eine *Lamina mediastinalis* um, die zur ventralen Wand der Rumpfhöhle sich ausspannt. Die Umbiegung erfolgt im vordersten Abschnitt des Recessus: von der *Pars vertebralis* des *M. transversus abdominis*

aus; vom Hinterrande dieser Muskelportion aus caudalwärts: von der *Membrana subvertebralis* aus (Fig. 91). Auf ihrem Wege zur ventralen Bauchwand müssen die *Laminae mediastinales* zunächst an dem vorderen Theil des Darmrohres, also am Oesophagus und am Magen, vorbei. Dabei bewahren sie nur im vordersten Theil, der an dem median gelagerten Abschnitt des Oesophagus vorbeizieht, ein

Fig. 91.



Anfangstheil des Oesophagus und Beziehungen desselben zum Sinus pulmonalis und Sinus perioesophageus. Von der Ventralfläche. Beide Lungen sind dicht an der Wurzel abgeschnitten; vom Pericard ist nur der vordere Theil der dorsalen Wand erhalten und nach vorn zurückgelegt, um das Verhalten der Aponeurose des M. transversus zum Oesophagus, dem Laryngotrachealsacke und dem Pericard zu zeigen. Grenzen des Sinus pulmonalis und Sinus perioesophageus sind punktirt, das Septum triangulare ist schraffirt.

symmetrisches Verhalten; in einiger Entfernung hinter dem *Saccus laryngotrachealis* wird dagegen ihr Verhalten stark asymmetrisch, in Uebereinstimmung mit der Linkslagerung des grössten Theiles des Oesophagus und des ganzen Magens.

Im vordersten Theil des *Recessus anterior* umziehen sie, nachdem sie an dem medianen Abschnitt des Oesophagus vorbeigetreten sind, die beiden Lungen, wobei nur eine ganz leichte Abweichung von der Symmetrie in dem *Frenulum pulmonis dextri* zu constatiren ist. Von beiden Lungen aus ventralwärts treten dann die *Laminae mediastinales* an den lateralen Umfang des Pericards und von diesem an den Dorsalumfang der ventralen Bauchwand (Aponeurose des *M. transversus abdominis*). Am lateralen Umfang des Herzbeutels

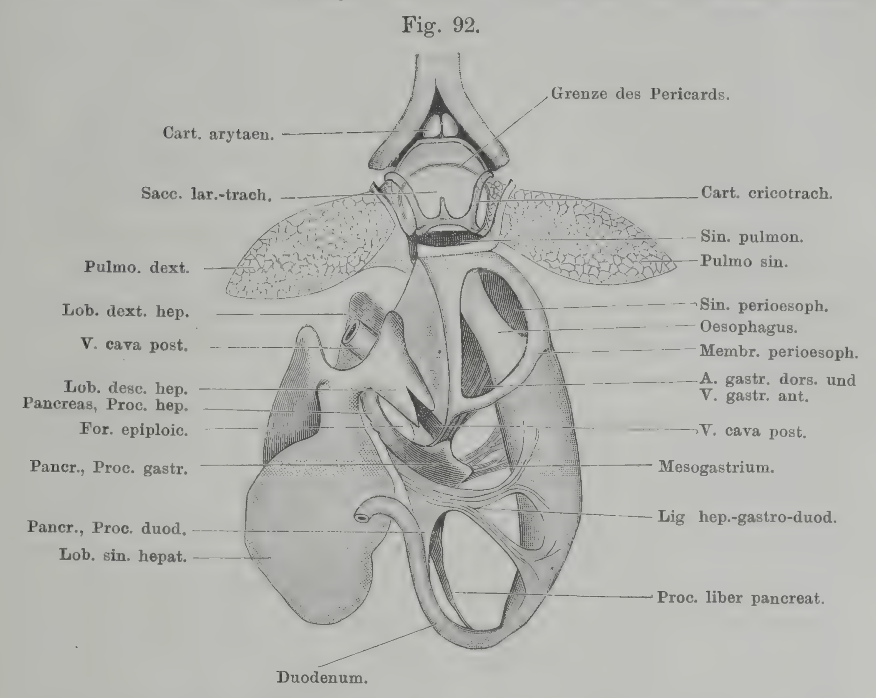
wird von der *Lamina mediastinalis* jeder Seite noch durch das *Cornu anterius* des seitlichen Leberlappens, das sich hier vorschiebt, eine Falte in Form des *Ligamentum coronarium hepatis* abgehoben. Beim Weibchen schiebt sich von vorn her auch noch die *Pars recta tubae* zwischen Pericard und *Lamina mediastinalis* caudalwärts bis zum scharfen Rande des *Lig. coronarium hepatis* vor.

Caudal von dem *Saccus laryngotrachealis* verhalten sich beide *Laminae mediastinalis* nicht ganz symmetrisch. Es buchtet sich nämlich nur die linke sehr stark nach links hin aus, um den Oesophagus und den Magen zu umgreifen, während die rechte geradenwegs ventralwärts weiter zieht. So erscheinen die peritonealen Duplicaturen, die zu dem Oesophagus und dem Magen treten, als Nebenplatten der linken *Lamina mediastinalis.* Es sind dies die *Membrana perioesophagea* (das *Meso-Oesophageum*) und das *Mesogastrium.* Die *Membrana perioesophagea* umgiebt den Oesophagus nur ganz lose und wird von ihm durch den weiten *Sinus perioesophageus* getrennt, an dessen Begrenzung nach rechts hin auch die rechte *Lamina mediastinalis* noch einigen Antheil gewinnt; die beiden Lamellen des Mesogastrium dagegen liegen enger an einander, so dass die rechte *Lamina mediastinalis* in gar keine Beziehung zu dem Magen tritt. *Membrana perioesophagea* und *Mesogastrium* gehen entweder in einander über, oder sind in mehr oder minder beträchtlicher Ausdehnung von einander getrennt. Hinten schliesst das Mesogastrium mit scharfem freien Rande ab.

Nachdem die linke *Lamina mediastinalis* den Oesophagus und den Magen überzogen hat, legt sie sich eng an die rechte Lamina an und bildet mit dieser zusammen das dorsale Lebergekröse, sowie das *Ligamentum hepato-cavo-duodenale.* (In Fig. 92 nicht bezeichnet, aber dargestellt; zwischen *Membrana perioesophagea* und *Lobus descendens hepatis.*) Beide stellen eigentlich eine einheitliche Bildung dar, innerhalb derer nur durch den Verlauf der *V. cava posterior*, die in den *Lobus descendens hepatis* eintritt, eine Theilung in einen grösseren cranialen Abschnitt (dorsales Lebergekröse) und einen kleineren caudalen Abschnitt (*Lig. hepato-cavo-duodenale*) bewirkt wird. Das *Lig. hepato-cavo-duodenale* steht zudem ventral von der Wurzel des Mesogastriums, und etwa in der Medianebene; dagegen steht das dorsale Lebergekröse rechts von der Medianebene, in der Richtung des rechten Randes des *Septum triangulare.* Es legt sich also die linke *Lamina mediastinalis*, nachdem sie die *Membrana*

perioesophagea gebildet hat, an die rechte Lamina an: letztere bewahrt ihre Stellung, die linke aber überschreitet die Mittellinie nach rechts hin, um zu jener zu gelangen. Dies Ueberschreiten der Mittellinie seitens der linken *Lamina mediastinalis* erfolgt cranial längs der Ventralwand des Oesophagus und der Dorsalwand des *Sinus venosus*

Fig. 92.



Oesophagus, Sinus perioesophageus, Sinus pulmonalis; Leber und Pancreas nebst ihren Verbindungen mit dem Magen; von der Ventralseite. Herz und Herzbeutel sind entfernt, die Leber ist nach rechts herübergelegt.

cordis, durch Vermittlung der *Septa arcuata* (dorsale und ventrale, siehe S. 75); zwischen diesen beiden findet sich also in der Mittellinie der craniale Abschluss der Pleuroperitonealhöhle. Subserös liegt hier, durch den *Sinus pulmonalis* vom Pleuroperitoneum getrennt, die Dorsalwand des *Sinus venosus cordis*. Die beiden Lamellen des dorsalen Lebergekröses weichen ventralwärts wieder aus einander und fassen das prähepatische Stück der *V. cava posterior*, sowie den *Lobus medius* und den *Lobus descendens hepatis* zwischen sich, von wo sie dann auf die Seitentheile der Leber treten. Hinter der Spitze des *Lobus descendens* wird der posthepatische Abschnitt der *V. cava posterior* von ihnen umfasst, und ventral und caudal von dieser folgt dann noch der als *Lig. hepato-cavo-duodenale* be-

zeichnete Abschnitt, der zwischen der *Flexura duodenalis secunda* (caudal), dem ventralen Rande des *Lobus descendens hepatis* (vorn) und dem *Processus hepaticus* des Pancreas (ventral) ausgespannt ist. Von links her betrachtet ist noch die Abgangsstelle des Mesogastriums von der linken *Lamina mediastinalis* als seine caudal-dorsale Begrenzung erkennbar, dagegen geht die rechte *Lamina mediastinalis* hier ohne Grenze caudalwärts in die rechte *Lamina mesenterialis* über, und es lässt sich von rechts her nur erkennen, wie die *V. cava posterior* aus dem Gebiete des Dünndarm-Mesenteriums zwischen die Platten des *Lig. hepato-cavo-duodenale* und zur Leber tritt. Gewöhnlich reicht das *Lig. hepato-cavo-duodenale* nicht continuirlich bis an den *Processus hepaticus* des Pancreas ventralwärts, sondern hört vorher mit scharfem concavem, ventralwärts gekehrten Rande auf, der mit dem *Processus hepaticus pancreatis* zusammen das *Foramen epiploicum* begrenzt (Fig. 92).

Von der Leber aus ventralwärts treten die *Laminae mediastinales* schliesslich theils (vorn) an das Pericardium (auch hier unter Bildung der *Ligg. coronaria hepatis*), theils direct an die ventrale Rumpfhöhlenwand. Der letztgenannte Uebergang erfolgt unter Bildung des *Lig. falciforme hepatis*, dessen beide Platten in ihrer vorderen Hälfte den Uebertritt der *Laminae mediastinales* vom Pericardium aus an die ventrale Rumpfhöhlenwand vermitteln. Die Befestigung des Pleuroperitoneums am Pericardium ist nur stellenweise eine feste; in ausgedehnten Partieen findet eine Ablösung durch den *Sinus sternalis* und den *Sinus pulmonalis* statt.

Im Gebiete der *Ligg. coronaria hepatis* herrscht fast, in dem des *Lig. falciforme* völlig Symmetrie im Verhalten beider *Laminae mediastinales*.

Als eine letzte eigenthümliche Bildung im Bereiche des eben geschilderten Abschnittes des Pleuroperitoneums ist nun nur noch das *Lig. hepato-gastro-duodenale* zu nennen. Es stellt eine Bauchfellduplicatur dar, die sich zwischen dem ventralen Rande des Pancreas und den ventralwärts blickenden Wänden des Magens und des Duodenums in wechselnder Vollständigkeit ausspannt und Gefässe einschliesst, die zu und von der ventralen Magenwand verlaufen. Immer schliesst es mit einem cranialwärts gekehrten scharfen Rand ab, der von der ventralen Kante des Pancreas aus nach links zum Magen zieht.

Würde das Ligament fehlen, und über die ventrale Kante des Pancreas

hinweg ein Uebergang der beiden Platten des *Lig. hepato-cavo-duodenale* in einander erfolgen, so würde die ventrale Kante des Pancreas zusammen mit dem caudalen Rande des *Lig. falciforme hepatis* einen zusammenhängenden, vom Darm zur ventralen Bauchwand sich erstreckenden Rand bilden, in dem die ventralen Hälften beider *Laminae mediastinales* in einander übergingen, und an dem zwei Abschnitte zu unterscheiden wären: ein dorsaler, der vom Darm zur Leber zieht und den *Ductus choledochus*, die *A. hepatica* und die *V. portae* einschliesst (die alle im Pancreas verlaufen), und ein ventraler, der von der Leber zur ventralen Bauchwand tritt und durch das *Lig. falciforme hepatis* gebildet wird.

Die Ausdehnung des *Lig. hepato-gastro-duodenale* auf die ventrale Magenfläche hat die Bildung der *Bursa hepato-enterica* zur Folge, d. h. eines von dem Hauptraum der Pleuroperitonealhöhle nur sehr unvollkommen abgetrennten Raumes, der dorsal durch die *Membrana perioesophagea* und das Mesogastrium mit dem *Processus gastricus* des Pancreas, ventral durch das *Lig. hepato-gastro-duodenale*, lateral durch Oesophagus und Magen, medial durch das dorsale Lebergekröse, das *Lig. hepato-cavo-duodenale*, den *Lobus descendens hepatis* und den *Processus hepaticus* des Pancreas, caudal endlich durch die Concavität der Gastro-Duodenalschlinge begrenzt wird. Ausser durch das *Foramen epiploicum* communicirt die *Bursa hepato-enterica* mit dem Hauptraum der Pleuroperitonealhöhle noch durch weite Lücken: ventralwärts vor dem *Lig. hepato-gastro-duodenale*, sowie durch Lücken in diesem Bande selbst, dorsalwärts durch Lücken im Mesogastrium, ferner durch die meist vorhandene Lücke zwischen *Membrana perioesophagea* und Mesogastrium, und schliesslich hinter dem caudalen Rande des Mesogastriums.

Dem Geschilderten zufolge verhält sich die rechte *Lamina mediastinalis* sehr viel einfacher als die linke. Ueberblickt man von rechts her die mediale Wand des rechten *Recessus anterior*, so sieht man, wie die rechte *Lamina mesenterialis* ohne Grenze in die rechte *Lamina mediastinalis* übergeht, und diese selbst, abgesehen von geringen faltenförmigen Erhebungen, glatt von der dorsalen zur ventralen Wand der Rumpfhöhle ausgespannt ist. Unterbrechungen werden nur bedingt durch das *Lig. coronarium hepatis* und das *Frenulum pulmonis dextri*. Anders an der linken Seite. Hier wird die Linie deutlich, in der sich die linke *Lamina mediastinalis* nach Bildung der *Membrana perioesophagea* an die rechte anlegt, um mit ihr zu verschmelzen, ferner dahinter die Wurzellinie des Mesogastriums, die etwas schräg von vorn und dorsal nach hinten und ventralwärts an der linken *Lamina mediastinalis* verläuft. Dadurch werden das dorsale Lebergekröse und das *Lig. hepato-cavo-duodenale* abgrenzbar. Es zeigt sich ferner die *Bursa hepato-enterica* mit ihrer beträchtlichen Ausdehnung (nach rechts über das Gebiet der Mittellinie hinaus), und das *Lig. hepato-gastro-duodenale*. Das *Lig. coronarium hepatis* fehlt auch links nicht, wohl aber ein Frenulum der Lunge: der Uebergang des Pleuroperitoneums auf die Lunge erfolgt nur in einer etwa kreisförmigen Linie im medial-vorderen Winkel des *Recessus anterior*.

In den Seitengebieten des *Recessus anterior* überzieht das Pleuroperitoneum vor Allem den *M. transversus abdominis*, dazu kommt an der dorsalen Wand noch der vordere Theil der *Membrana subvertebralis.* Die Befestigung des Pleuroperitoneums mit der Unterlage ist an den meisten Stellen eine feste, nur im vorderen medialen Winkel des Recessus, wo das Pleuroperitoneum vom Pericardium aus um die Lungenwurzel herum an die Aponeurose des *M. transversus* tritt, findet Abhebung durch den *Sinus pulmonalis* statt. (S. 76, siehe auch Fig. 92.) In dem seitlichen Gebiet des *Recessus anterior* liegt beim Weibchen die *Pars recta tubae*, deren *Ostium abdominale* sich auf das *Lig. coronarium hepatis* öffnet.

1. Die Linien, in denen die *Laminae mediastinales* die dorsale Wand der Pleuroperitonealhöhle verlassen, ergeben sich aus Fig. 91 und wurden in der Hauptsache bei Schilderung des *Sinus pulmonalis* und des *Sinus perioesophagus* (S. 75 bis 78) besprochen. Hier ist noch zu betonen, dass beide Linien symmetrisch verlaufen und die Abgangslinien der *Laminae mesenteriales* cranialwärts divergirend fortsetzen. Der Beginn des Mesenteriums des Jejunums liegt ventral vom siebenten Wirbel; von hier aus nach vorn erfolgt noch eine kurze Strecke weit die Umbiegung der *Membranae subvertebrales* dicht neben der Mittellinie, vom sechsten Wirbel ab nach vorn aber divergiren die Umbiegungslinien sehr beträchtlich, indem sie dem Rande des *Septum triangulare* folgen (S. 77). Von hier aus treten sie dann auf die *Pars vertebralis* des *M. transversus abdominis*, wo sie in kurzer Entfernung lateral vom Oesophagus nach vorn verlaufen, um über den vorderen kuppelförmigen Abschluss des *Recessus anterior* an die Ventralwand desselben zu gelangen. Dabei ziehen sie immer über den *M. transversus abdominis* hin.

2. Das Verhalten des Pleuroperitoneums zum Oesophagus wurde S. 75 bis 79 gegeben. Dort wurden die zwei subserösen Sinus, die das Pleuroperitoneum allenthalben vom Oesophagus trennen, nämlich der *Sinus pulmonalis* und der *Sinus perioesophageus*, genauer geschildert und der überwiegende Antheil erörtert, den die linke *Lamina mediastinalis* an der Bildung der „*Membrana perioesophagea*“ und der Begrenzung des *Sinus pulmonalis* besitzt. Die caudale Ausdehnung des *Sinus perioesophageus* ist durch die Spitze des *Septum triangulare* bestimmt; hinter dieser sind, wie oben bemerkt, rechte und linke *Lamina mediastinalis* eine Strecke weit eng verwachsen (siehe Fig. 95). In dorso-ventraler Richtung ist die Ausdehnung des *Sinus perioesophageus* nicht sehr beträchtlich, so dass die rechte *Lamina mediastinalis* nur mit einem schmalen Streifen sich an der Begrenzung des Sinus betheiligt.

3. Das Mesogastrium ist häufig die unmittelbare caudale Fortsetzung der *Membrana perioesophagea*, wird jedoch auch nicht selten durch eine engere oder ausgedehntere Lücke von ihr getrennt (so z. B. in Fig. 92). Es stellt eine peritoneale Doppellamelle dar, die von der linken *Lamina mediastinalis* aus zur Dorsalwand des Magens geht, demnach mit ihrer Ebene der Rücken- oder Bauchfläche des Thieres fast parallel steht (doch blickt die ventrale Fläche zugleich etwas cranial-, die dorsale zugleich etwas caudalwärts). Die Wurzellinie findet sich an der linken *Lamina mediastinalis* hinter der *Membrana perioesophagea*, etwas schräg von dorsal und vorn nach ventral und hinten verlaufend.

In dem Mesogastrium liegen die *A. gastrica dorsalis* und die *V. gastrica anterior*, der *Processus gastricus des Pancreas* sowie ein Lymphraum, der *Sinus gastricus dorsalis*. Letzterer ist eine Fortsetzung des *Sinus subvertebralis* und hängt wahrscheinlich stets mit dem *Sinus perioesophageus* zusammen. Ein vorderer Ast der *A. gastrica dorsalis* tritt aus dem Mesogastrium in den *Sinus perioesophageus*, Aeste der *V. gastrica anterior* treten aus dem *Sinus perioesophageus* in das Mesogastrium (S. 78). Das Mesogastrium ist sehr verschieden ausgebildet, bald als breite ausgedehnte Duplicatur, bald nur als engere scheidenförmige Umhüllung der genannten Gefässe. Das Verhalten zu der *Membrana perioesophagea* wechselt: am häufigsten ist wohl, dass sich dicht an der linken *Lamina mediastinalis* eine scharf umschriebene Lücke zwischen beiden Bildungen findet, genau entsprechend der Stelle, wo die *V. cava posterior* zwischen beiden *Laminae mediastinales* verläuft. Gegen den Magen hin gehen dann die beiden Duplicturen in einander über, und es tritt der Austausch der Gefässe ein. In anderen Fällen finde ich gerade hier an der *Lamina mediastinalis* unmittelbaren Anschluss beider Bildungen an einander und Uebertritt der Gefässe aus der einen Duplicatur in die andere, in ihrem weiteren Verlaufe gegen den Magen hin aber weite Trennung, wie in Fig. 92 auf S. 387. Wie schon bemerkt, kann aber das Mesogastrium sehr stark rareficirt sein und dann kommen auch noch andere Anordnungen zur Beobachtung. Auf irgend eine Weise findet aber stets ein Austausch der Gefässe statt, und ebenso scheint längs der Gefässe immer eine Communication des *Sinus perioesophageus* mit dem *Sinus gastricus dorsalis* zu bestehen (S. 78). Caudalwärts schliesst das Mesogastrium stets mit einem scharfen Rande ab, hinter dem gewöhnlich noch ein grosses Stück des Magens folgt, dessen Dorsalwand ohne Peritonealbefestigung ist, das sich also ganz von der Beziehung zur *Lamina mediastinalis* frei gemacht hat. Hier besteht auch ein weiter Uebergang des Hauptraumes der Pleuroperitonealhöhle in die *Bursa hepato-enterica*. Nur der dünne *Processus liber pancreatis*, der gewissermaassen das Mesogastrium nach der Concavität der Gastroduodenalschlinge hin fortsetzt, aber immer nur von einem eng anliegenden Peritonealüberzug bekleidet wird, überbrückt diese grosse Oeffnung.

4. Das Verhalten der Lungen zum Pleuroperitoneum wurde S. 194 besprochen. Es zeigt insofern eine gewisse Asymmetrie, als die rechte Lunge noch durch ein besonderes *Frenulum pulmonis dextri*, d. h. eine besondere niedrige peritoneale Falte an die rechte *Lamina mediastinalis* befestigt ist. Figg. 91 und 92 zeigen das Verhalten des *Sinus pulmonalis* zu den Lungen und zum *Saccus laryngotrachealis;* seine Beziehungen zum Pleuroperitoneum wurden S. 75 u. f. behandelt.

5. Betreffs des dorsalen Lebergekröses und des *Lig. hepato-cavo-duodenale* ist der obigen Schilderung nur noch wenig hinzuzufügen. In grösster Ausdehnung erscheint die Grundlage des Bandes als eine einheitliche sehr dünne Lamelle, die nur durch den doppelseitigen Epithelbelag den Charakter einer Duplicatur erhält. Im hinteren Theil, der den posthepatischen Abschnitt der *V. cava posterior* einschliesst, findet dagegen ein Auseinanderweichen zweier Lamellen statt. — Für die Lage des *Foramen epiploicum* (*For. hepato-entericum*, Klaatsch) ist von grösserer Bedeutung als die Ausbreitung des Pancreasgewebes der Umstand, dass die dorsale Begrenzung des Foramens durch den *Ductus choledochus*, die *A. hepatica* und die *V. portae* gebildet wird, die alle in dem *Proc. hepaticus* des Pancreas verlaufen. Das Foramen wird in verschiedener Ausdehnung getroffen und kann sehr klein sein. Völliges Fehlen des

Foramen gehört nach meinen Erfahrungen bei Rana zu den sehr seltenen Ausnahmen. (Nach Hochstetter und Mathes ist das *Foramen epiploicum* eine primäre, nach Klaatsch eine secundäre Bildung.)

Wenn die *Flexura duodeni secunda* sich sehr weit nach vorn gegen den *Lobus descendens hepatis* vorschiebt, wird die Ausdehnung des *Lig. hepato-cavo-duodenale* sehr beschränkt. — Der vorderste Theil des dorsalen Lebergekröses setzt sich an den dorsalen Umfang des prähepatischen Abschnittes der *V. cava posterior*, aber nahe dem rechten Rande der Vene, an. Die *Laminae mediastinales* weichen hier aus einander und umgeben die Vene an ihrem seitlichen Umfange, um dann in die *Ligg. coronaria hepatis* überzugehen (siehe den nächsten Abschnitt). Dass die linke *Lamina mediastinalis* den grösseren Antheil an der Bekleidung der Vene hat, folgt aus der Lage der Ansatzlinie des Gekröses an der Vene. Von den Seiten der Vene werden die *Laminae mediastinales* durch den *Sinus sternalis* abgehoben, der auch den ventralen Umfang der Vene bespült. Er kann sich auch an ihren dorsalen Umfang ausdehnen (S. 76), doch setzt er sich nicht in das dorsale Lebergekröse hinein fort.

6. *Ligamentum coronarium hepatis* (Parietales Lebergekröse). Das *Ligamentum coronarium hepatis* ist eine Duplicatur des Pleuroperitoneums, die den *Lobus medius* und medialen Rand des *Cornu anterius* eines jeden Leberseitenlappens an die *Lamina mediastinalis* befestigt. Die Ebene des Bandes steht etwa parallel der Bauch- oder Rückenfläche des Thieres, so dass also ein ventrales und ein dorsales Blatt zu unterscheiden sind. Beide werden in der hinteren Hälfte des Bandes weit von einander durch den *Sinus sternalis* getrennt, während sie in der vorderen Hälfte ganz eng an einander liegen. Das Band schliesst mit einem scharfen vorderen Rande, der aber in der Hauptsache lateralwärts gekehrt ist, ab. Das ventrale Blatt ist in seiner hinteren Hälfte die directe craniale Fortsetzung einer Lamelle des *Lig. falciforme hepatis* und spannt sich zwischen Herzbeutel und *Lobus medius hepatis* aus; die vordere Hälfte spannt sich im Anschluss daran zwischen dem medialen Rande des *Cornu anterius* des Leberseitenlappens und dem Gebiet der *Lamina mediastinalis* aus, das die laterale Herzbeutelwand bedeckt, aber durch den *Sinus pulmonalis* vor ihr getrennt wird. Das Ligament läuft vorn seitlich auf den Theil des Pleuroperitoneums aus, der schon die Aponeurose des *M. transversus* überzieht (auch durch den *Sinus pulmonalis* getrennt). Das dorsale Blatt liegt im vorderen Abschnitt des Bandes dem ventralen eng an, seine Grenzlinien an der Leber und der *Lamina mediastinalis* ziehen also dicht neben denen des letzteren entlang; in der hinteren Hälfte wird es durch den Abschnitt der *Lamina mediastinalis* gebildet, der an den prähepatischen Theil der *V. cava posterior* geht, und der rechts und links verschiedenes Verhalten zeigt. Er spannt sich zwischen dem *Septum arcuatum ventrale* (am *Sinus venosus cordis*), dem cranialen Rande des *Lobus medius hepatis* (Fig. 45 auf S. 131) und der *V. cava posterior* aus, und ist links erheblich ausgedehnter als rechts. An der *V. cava posterior* gehen die beiderseitigen Lamellen in die Bildung des vordersten Theiles des dorsalen Lebergekröses über.

Beim Weibchen mündet von vorn her auf die Ventralfläche des *Lig. coronarium hepatis* der Oviduct (S. 339). Die Rinne auf der Ventralfläche des Ligamentes, zwischen Pericardium und Leber nennt Nussbaum *Rima hepatica transversa;* den vorderen Theil des Bandes, in dem die beiden Blätter eng an einander liegen: *Lig. triangulare hepatis.*

Besonderheiten im Bau des Bandes und seine Wichtigkeit für die Zuleitung der Eier zum *Ostium abdominale tubae* beim Weibchen sind S. 345 besprochen.

7. *Ligamentum falciforme hepatis* (*Ligamentum suspensorium hepatis*). Die Bildung des *Ligamentum falciforme hepatis* wird bedingt durch den Verlauf der *V. abdominalis.* Wie erwähnt, überzieht das Peritoneum gleichmässig die ventrale Bauchwand, und bedeckt dabei auch die in der Mittellinie verlaufende genannte Vene. Da diese sich in der Höhe der vierten *Inscriptio M. recti* (von hinten gerechnet) von der Bauchwand entfernt, um dorsalwärts zur Leber zu dringen (Theil II, S. 411), so folgt ihr das Peritoneum, indem es sich in zwei Platten von der Bauchwand abhebt. Diese beiden Platten bilden eben das *Ligamentum falciforme hepatis;* die *V. abdominalis* liegt in seinem scharfen freien Rande, längs dessen die beiden Bauchfellplatten in einander übergehen. Die Abgangslinie einer jeden *Lamina mediastinalis* von der ventralen Rumpfwand (Fig. 142 auf S. 514 des II. Theiles) verläuft von der vierten Rectusinscription (in der Mittellinie) schräg nach vorn und lateralwärts über die Dorsalfläche des *M. rectus abdominis* und des *M. sternohoideus* und geht dann am lateralen Rande des letzteren auf die Aponeurose des *M. transversus* über. Nur von dem hinteren Abschnitt dieser Linie aus tritt die *Lamina mediastinalis*, eine Platte des *Lig. falciforme hepatis* bildend, an die Leber; von ihrem vorderen Theil aus erfolgt der Uebertritt auf das Pericardium.

Beide Platten des Ligamentes weichen beträchtlich aus einander, da sie den *Sinus lymphaticus sternalis* zwischen sich fassen, und gehen auf die Ventralfläche des Mittellappens der Leber über, entsprechend einer hufeisenförmig gekrümmten Linie, die das Gebiet der *Porta hepatis* caudal umzieht und dabei auch über die Spitze des *Processus hepaticus* des Pancreas hinwegtritt (Fig. 46 auf S. 131). Unmittelbar bevor die rechte Platte des *Lig. falciforme* an die Leber tritt, überzieht sie noch die Gallenblase (S. 129). Cranialwärts gehen die beiden Platten des *Lig. falciforme* sowohl in die Theile der *Laminae mediastinales* über, die von der ventralen Rumpfwand zum Pericardium treten, wie in die ventralen Lamellen der *Ligg. coronaria hepatis.*

8. Verhalten des Pleuroperitoneums zum Herzbeutel und *Sinus venosus cordis.* Die Linien, längs derer die *Laminae mediastinales* von der ventralen Rumpfhöhlenwand zum Pericardium treten, sind die directen cranialen Verlängerungen der Abgangslinien des *Lig. falciforme hepatis* (siehe oben). Am Herzbeutel selbst wird die laterale Wand jeder Seite vom Pleuroperitoneum überzogen, doch in verschiedener Weise: theils fest, theils lose. In letzterem Falle schieben sich Lymphräume zwischen Pericard und Pleuroperitoneum ein. Von der Linie an, in der die *Lamina mediastinalis*, von ventral her kommend, an den Herzbeutel tritt (Theil II, Fig. 75 auf S. 272 und Fig. 142 auf S. 514), ist sie in einem ausgedehnten ventralen Abschnitt der lateralen Herzbeutelfläche eng mit der letzteren verwachsen. Das Verwachsungsgebiet besitzt dreieckige Form mit caudalwärts gekehrter Spitze. Dorsal von ihm ist das Gebiet der lateralen Herzbeutelwand, dem das Pleuroperitoneum nur lose aufliegt, und zwar wird es in der caudalen Hälfte durch den *Sinus sternalis*, in der cranialen Hälfte durch den *Sinus pulmonalis* getrennt. Beide Sinus sind von einander geschieden durch ein dünnes Septum, *Septum arcuatum ventrale*, das jederseits an dem dreieckigen Verwachsungsgebiet zwischen Pericardium und Pleuroperitoneum beginnt und quer von einer Seite zur anderen zieht, über Pericardium und Dorsalwand des *Sinus venosus cordis* (das Pericardium beginnt am lateralen Rande des *Sinus venosus* frei zu werden; siehe Fig. 66 auf S. 250 des II. Theiles). Natürlich haften auch beide *Laminae mediastinales* an dem freien Rande des *Septum arcuatum ventrale*, und zwar besteht hier die Asymmetrie, dass der grösste Abschnitt des Randes

von der linken *Lamina mediastinalis* eingenommen wird, die ja die Mittellinie überschreitet und erst rechts von derselben sich an die rechte Lamina zur Bildung des dorsalen Lebergekröses anlegt. Die caudale Spitze des Herzbeutels blickt ganz in den *Sinus sternalis.*

d) Mesenterium und Mesorectum.

d) Mesenterium und Mesorectum.

Von der, ventral von dem sechsten Wirbel gelegenen, hinteren Spitze des *Septum triangulare* an caudalwärts erfolgt der Uebergang der *Membranae subvertebrales* in die beiden Platten des Mesenteriums (die *Laminae mesenteriales*) dicht neben der Mittellinie, und dieses Verhalten setzt sich fort bis nahe an den Eingang des kleinen Beckens, d. h. bis in kurze Entfernung von dem cranialen Rande des *M. compressor cloacae.* Unmittelbar hinter der Spitze des *Septum triangulare* sind die beiden *Laminae mesenteriales* fest mit einander verbunden, und dieser Abschnitt wurde noch als hinterster Theil den *Laminae mediastinales* zugezählt. Vom siebenten Wirbel an werden aber beide Laminae durch Fortsetzungen des *Sinus subvertebralis* vielfach von einander getrennt, wenn auch der Abstand zwischen ihnen nicht sehr gross ist, da sie durch zahlreiche kurze Bindegewebsbalken zusammengehalten werden. Dadurch wird auch eine Grenze zwischen den flach an der dorsalen Rumpfhöhlenwand ausgebreiteten *Membranae subvertebrales* und den vertical stehenden (wenigstens mit ihrer Basis so gestellten, weiterhin freilich mannigfach gefalteten) *Laminae mesenteriales* hergestellt. Das Mesenterium im engeren Sinne, d. h. das Mesenterium des Dünndarmes, reicht bis zur Mitte der Nierenlänge, d. i. ventral von dem vorderen Theil des Steissbeines, etwa eine Wirbellänge caudal vom vorderen Ende desselben. Hier beginnt zwischen den Keimdrüsen das Rectum und damit der Abschnitt des Mesenteriums, der als Mesorectum zu bezeichnen ist. Eine sonstige Grenze zwischen beiden Abschnitten wird nur noch dadurch angedeutet, dass das Mesenterium vielfach gewunden und gefaltet ist, das Mesorectum aber eine einfache, vertical in die Medianebene gestellte Platte bildet.

Das Mesenterium im engeren Sinne besitzt an seiner Basis nur eine sehr geringe Länge in cranio-caudaler Richtung (vom siebenten Wirbel bis ins vordere Gebiet des Steissbeines, also etwa drei Wirbellängen); der freie Rand, in dem der Darm liegt, ist viel länger, und daher muss die ganze Platte, die eine ziemlich beträchtliche Höhe besitzt, vielfach gefaltet sein. Bei *Rana esculenta* ist dies in höherem Grade der Fall als bei *Rana fusca* (siehe S. 65). Zwischen den *Laminae mesenteriales* verlaufen Blutgefässe, Nerven und Lymphbahnen. Die *A. intestinalis communis* tritt ganz vorn (ventral vom siebenten Wirbel) zwischen sie ein und

sendet weiterhin ihre Aeste innerhalb des Mesenteriums zum Darm. Eigenthümlich verhält sich die *V. cava posterior*. Zwischen den vorderen Enden beider Nieren verlässt sie die dorsale Bauchwand und tritt ventralwärts zwischen die *Laminae mesenteriales*, um in cranialer Richtung weiter verlaufend zwischen die Platten des *Lig. hepato-cavo-duodenale* und in den *Lobus descendens hepatis* einzutreten. Dabei liegt sie nur der rechten *Lamina mesenterialis* resp. *mediastinalis* eng an, wird aber von der linken durch Lymphräume getrennt. Die *A. intestinalis communis* verläuft links von ihr. In beträchtlicher Entfernung ventral von der *V. cava posterior*, nahe dem vordersten Ende des Jejunums, schiebt sich von der Gegend der *Flexura duodeni secunda* aus der *Processus jejunalis* des Pancreas zwischen die *Laminae mesenteriales* vor, und zwar mit der linken Lamina enger, mit der rechten nur lose verbunden. Letzteres gilt auch von der *V. portae*, die in den *Processus jejunalis* des Pancreas eintritt. In die linke *Lamina mesenterialis*, aber schon auf der Grenze gegen das Mesorectum, ist dann noch, dorsal und cranial vom Anfang des Rectum, die Milz eingeschaltet, die mit schmaler Basis in die *Pars mesenterialis* des *Sinus subvertebralis* blickt. Sie liegt ventral vom vorderen Ende des Mesorchium resp. Mesovarium. Besondere Beachtung verdient schliesslich noch das Verhalten des vordersten Dünndarmabschnittes (des Duodenums) zum Mesenterium. Bis zu der *Flexura duodeni secunda* nach vorn liegt der Dünndarm im freien Rande des Mesenteriums, wird somit, abgesehen von dem schmalen Ansatzstreifen des Mesenteriums, auf seiner ganzen Oberfläche vom Mesenterium überzogen. Das Duodenum selbst aber hat sich im Anschluss an den caudalen Theil des Magens von dem Mesenterium gewissermaassen frei gemacht, ist aus ihm nach links und caudalwärts herausgetreten. Dabei hat es nur eine Art röhrenförmige Scheide vom Peritoneum erhalten, die ausser dem Duodenum selbst auch noch den ihm anliegenden *Processus duodenalis* des Pancreas überzieht, und nur lateralwärts (nach links hin) sich in den hinteren Theil des *Lig. hepato-gastro-duodenale* fortsetzt. Erst der Magen selbst wird wieder durch das Mesogastrium an die *Lamina mediastinalis sinistra* befestigt. Das Mesenterium, das, bis zur *Flexura duodeni secunda* nach vorn, sich an den Dünndarm ansetzt, geht cranial von der Flexura in die *Laminae mediastinales* über, und in den Raum zwischen diesen blickt denn auch der craniale Umfang der Flexur, dem sich hier der Körper des Pancreas anlegt. Die Wurzel des Mesogastriums mit dem *Processus gastricus* des Pancreas reicht ebenfalls bis an die *Flexura duodeni secunda*.

Das Mesorectum, die caudale Fortsetzung des Dünndarm-Mesenteriums, stellt eine mediane verticale Platte dar, die vorn ziemlich hoch ist, nach hinten hin aber immer niedriger wird, somit im Ganzen dreieckige Gestalt besitzt. Ihre Radix verhält sich beim Männchen und Weibchen etwas verschieden. Bei beiden Geschlechtern beginnt sie zwischen den Keimdrüsen, und hier sind es die medialen Blätter der Mesorchia resp. Mesovaria, die neben der Mittellinie ventralwärts umbiegen. Weiterhin zieht sie beim Männchen zwischen den caudalen Enden der Nieren und den *Ductus deferentes* entlang, und hier gehen die *Laminae mesorectales* aus der ventralen Umbiegung der *Membranae subvertebrales*, medial von den genannten Organen, hervor. In kurzer Entfernung von der Stelle, wo sich die *Ductus deferentes* eng an das Rectum anlegen, hört das Mesorectum als solches auf; seine beiden Laminae setzen sich aber noch weiter caudalwärts fort. Nur legen sie sich nicht mehr in der Mittelebene zusammen, sondern eine jede tritt von der lateralen Wand der Rumpfhöhle direct an das Rectum und seine Fortsetzung, die Cloake. Die hintere Fortsetzung der *Lamina mesorectalis* ist

nichts anderes, als der hinterste Abschnitt der *Membrana subvertebralis*, der von der *Membrana abdomino-pelvica* und dem *M. compressor cloacae* entspringt und ohne Unterbrechung (da die *Ductus deferentes* schon vorn in die Cloake eintreten) an die Cloake herantreten (siehe den nächsten Abschnitt).

Beim Weibchen werden die Verhältnisse durch die Uteri complicirt, die an Stelle der *Ductus deferentes* treten: das Peritoneum, das die Ventralfläche des Uterus nahe dem medialen Rande verlassen hat, biegt neben der Mittellinie in die *Lamina mesorectalis* um. Auch hier setzt sich eine jede *Lamina mesorectalis* analwärts in das kleine Becken fort, als hinterster Theil der *Membrana subvertebralis*. Bei beiden Geschlechtern dringt zwischen die Platten des Mesorectums ein lymphatischer *Sinus mesorecti*, dessen hinterer Abschnitt beim Weibchen einen *Sinus recto-uterinus* darstellt. Er bildet eine Fortsetzung des ventralen Abschnittes des *Sinus subvertebralis*, der ventral von der *Membrana subcoccygea* liegt (Theil II, S. 522), und geht analwärts in den *Sinus pelvicus* über (siehe die Schilderung der Lymphsinus, Theil II, S. 520 ff.).

e) Verhalten des Peritoneums am caudalen Abschluss der Pleuroperitonealhöhle.

e) Verhalten des Peritoneums am caudalen Abschluss der Pleuroperitonealhöhle.

Etwa entsprechend dem cranialen Rande des *M. compressor cloacae* hört das Rectum als solches auf und geht in die Cloake über, die die Beckenhöhle durchsetzt. Etwas anal vom Rectum münden auch die Uteri und die *Ductus deferentes* in den dorsalen Umfang der Cloake ein. Im kleinen Becken selber bleibt ausser der Cloake dann nur noch die Blase, die aber auch zum grossen Theil sich über das Gebiet des kleinen Beckens in den Bereich des Hauptraumes der Pleuroperitonealhöhle ausdehnt.

Die Peritonealverhältnisse am analen Abschluss der Pleuroperitonealhöhle sind wie die am cranialen Ende durch die Ausbildung eines ventralen Mesenteriums charakterisirt. Die Pleuroperitonealhöhle ist somit auch am caudalen Ende paarig; sie wird durch das Ende des Rectums, die Cloake und die Blase sowie durch sagittal ausgespannte Peritonealblätter, zwischen die die genannten median gelagerten Organe eingeschaltet sind, in eine rechte und eine linke Hälfte (*Recessus posteriores*) getheilt. Die Endabschnitte der *Ductus deferentes* und der Uteri liegen retroperitoneal dorsal von dem Ende des Rectum, sie kommen weiterhin im kleinen Beckenraum nicht mehr in Frage. Das Ende des Rectums wird durch das Ende des Mesorectums an der dorsalen Rumpfhöhlenwand befestigt, dessen Platten weiter caudalwärts aus einander weichen, um die Cloake zwischen sich zu fassen. Zwischen Rectum und Blase vermittelt das *Ligamentum recto-vesicale*, und von der Ventralwand der Blase

zur ventralen Wand der Pleuroperitonealhöhle erstreckt sich schliesslich das *Ligamentum vesicale medium.*

Zum hinteren Abschluss kommt die Pleuroperitonealhöhle jederseits erst nahe der Stelle, wo sich der *M. compressor cloacae* eng an das Cloakenrohr anlegt, so dass also das Peritoneum sich noch über die Innenfläche des grössten Theiles des *M. compressor cloacae* analwärts ausdehnt.

Der *Recessus posterior* der Peritonealhöhle auf jeder Seite wird nun noch in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt zerlegt. Die Trennung beider kommt zu Stande durch die in querer Richtung sehr breite Blase, deren laterale Zipfel durch *Ligamenta vesicalia lateralia* mit der Innenfläche des *M. compressor cloacae* und mit der dorsalen Wand des Hauptraumes der Pleuroperitonealhöhle verbunden sind. So entstehen also am caudalen Abschluss der Pleuroperitonealhöhle vier Recessus, zwei auf jeder Seite, die ich als *Recessus retrovesicalis* und *Recessus subvesicalis* bezeichnen will. Zur caudalen Begrenzung des *Recessus retrovesicalis* spannt sich das Peritoneum vom *M. compressor cloacae* zur Cloake herüber, zu der des *Recessus subvesicalis* von dem gleichen Muskel zum Blasenhals. Die beiden Recessus einer Seite communiciren mit einander durch Lücken in der Basis des *Ligamentum vesicale laterale,* dicht an der *Membrana abdomino-pelvica.*

Am dorsalen wie am ventralen Umfang der Beckenhöhle liegt das Peritoneum den Wänden derselben nicht eng an, sondern wird von ihnen durch Lymphräume abgehoben. Die so gebildeten selbstständigen Membranen sind: dorsal jederseits der hinterste Abschnitt der *Membrana subvertebralis* (durch den hintersten Theil des *Sinus subvertebralis* abgehoben), ventral die unpaare *Membrana subvesicalis* (durch den *Sinus pubicus* abgehoben). Beide Membranen besitzen ihren Befestigungsrand am *M. compressor cloacae*: ihre hier verlaufenden Grenzlinien biegen in die der beiden Lamellen des *Ligamentum vesicale laterale* um (Fig. 95 auf S. 400).

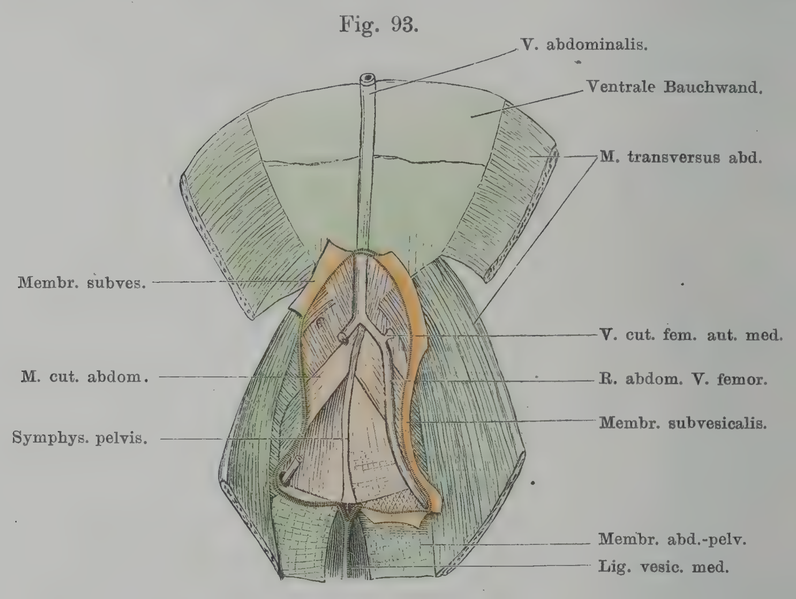
Das Verhalten des Mesorectum ist S. 395, das des hintersten Abschnittes der *Membrana subvertebralis* ist S. 380 geschildert.

Von der Cloake wird der laterale Umfang durch das Peritoneum lose überzogen und blickt so in den *Recessus retrovesicalis.* Das Peritoneum setzt sich dann auf den Blasenhals fort, und geht hier in die dorsale Lamelle des *Ligamentum vesicale laterale* über.

Ligamentum recto-vesicale (Figg. 75 und 76 auf S. 266 und 267). Das *Ligamentum recto-vesicale* spannt sich zwischen dem ventralen Umfang des Rectum und dem dorsalen Umfang der Blase aus. In querer Richtung ist es sehr schmal; zwischen seinen beiden Lamellen liegt der *Sinus recto-vesicalis*, der an der Blase weit in den *Sinus vesicalis lateralis* übergeht (S. 267). Cranialwärts erreicht der Scheitel des Bandes den Scheitel der Blase nicht. (Siehe auch S. 266 und Fig. 75 ebenda. In der Figur ist, wie schon oben, S. 360, bemerkt, die Grenze, bis zu der des Peritoneum dem Darmrohr eng anliegt, angegeben; in loser Befestigung reicht es erheblich weiter analwärts, über einen grossen Theil der Cloake.)

Membrana subvesicalis und *Ligamentum vesicale medium.* In dem ventral von der Blase gelegenen Bereich ist das Peritoneum von der Dorsal-

Fig. 93.



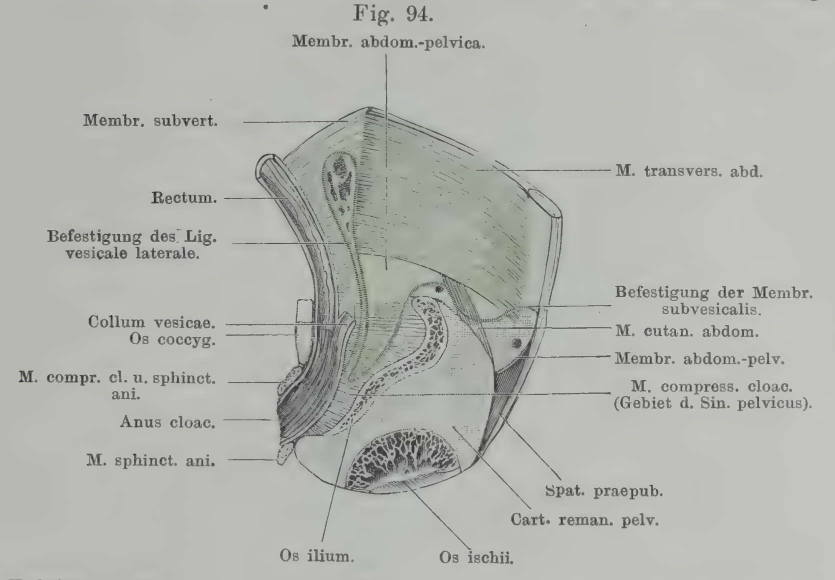
Verhalten der Membrana subvesicalis und des Sinus pubicus. Die Membrana subvesicalis zum grössten Theil abgetragen. (Ventrale Bauchwand von der Dorsalseite.)

fläche der ventralen Bauchwand sowie von der Gegend der Beckensymphyse und den hier zusammenstossenden *Mm. compressores cloacae* abgehoben durch die Entwickelung des *Sinus pubicus.* Der abgehobene Theil des Peritoneums stellt eine ausgedehnte Membran dar, die ich als *Membrana subvesicalis* bezeichnen möchte; in der Mittellinie geht sie in die Bildung des *Ligamentum vecicale medium* über. Die Befestigungslinie der *Membrana subvesicalis* an der ventralen Rumpfhöhlenwand verläuft folgendermaassen (Fig. 93). Etwa der Mitte des hintersten Rectus-Segmentes entsprechend zieht sie quer über die *V. abdominalis* hinweg, biegt dann caudalwärts um und verläuft über die Dorsalfläche der Transversus-Aponeurose und über die Innenfläche des *M. transversus* selbst hinweg, kreuzt den caudalen Rand dieses Muskels, tritt über den *M. cutaneus abdominis* einwärts, am medialen Rande desselben wieder lateralwärts bis an den Rand des *M. transversus* und von diesem quer medialwärts über die Innenfläche der *Membrana abdomino-pelvica* bis nahe an die Mittellinie. Hier biegt sie dann auf die

Innenfläche des *M. compressor cloacae* um, läuft auf dieser, nahe der Beckensymphyse caudalwärts bis etwa zur Mitte der Breite des Muskels, um dann mit der Befestigungslinie des *Ligamentum vesicale laterale* zusammenzustossen (Fig. 94). Die Membran ist im Gebiete der eigentlichen Bauchhöhle von beträchtlicher Breite, dagegen im Gebiete des kleinen Beckens, zwischen beiden *Mm. compressores cloacae*, sehr schmal. (Vergl. auch Fig. 144 auf S. 521 und Fig. 145 auf S. 527 des II. Theiles.)

Das *Ligamentum vesicale medium* ist eine Bauchfellduplicatur, die in der Mittellinie von der eben geschilderten Membran aus zur ventralen Blasenwand ausgespannt ist. Von ihren drei Rändern ist der eine, *Margo parietalis*, an der *Membrana subvesicalis*, der zweite, *Margo vesicalis*, an der Blase befestigt;

Fig. 94.



Verhalten des Peritoneums am caudalen Ende der Leibeshöhle. Becken median durchschnitten. Blase an der Cloake abgeschnitten. Rectum dorsalwärts gelegt. Ursprung des Lig. vesicale laterale.

der dritte, *Margo liber*, ist frei und blickt cranialwärts gegen die Bauchhöhle. Die caudale Spitze des Bandes liegt am Uebergang der *Membrana subvesicalis* in das *Ligamentum vesicale laterale*. Der Charakter des Bandes als einer peritonealen Duplicatur ist vor Allem in dem doppelseitigen Epithelbelag ausgesprochen. Die bindegewebige Grundlage wird dagegen zum Theil durch eine einheitliche Bindegewebslamelle dargestellt, die median gestellt und an der *Membrana subvesicalis* befestigt ist; nur an dem vorderen freien, sowie an dem Blasenrande des Bandes wird sie in zwei Lamellen gespalten durch Lymphsinus. So schliesst der freie Rand des Ligamentes einen röhrenförmigen Raum ein, der an der ventralen Bauchwand weit in den *Sinus pubicus* und an der Blase in den *Sinus vesicalis ventralis* übergeht. Letzterer liegt im *Margo vesicalis* des Ligamentes und setzt sich an der Cloake in den *Sinus pelvicus* fort. (Theil II, S. 526 und Fig. 145 auf S. 527; ferner Fig. 74 auf S. 266 dieses Theiles.)

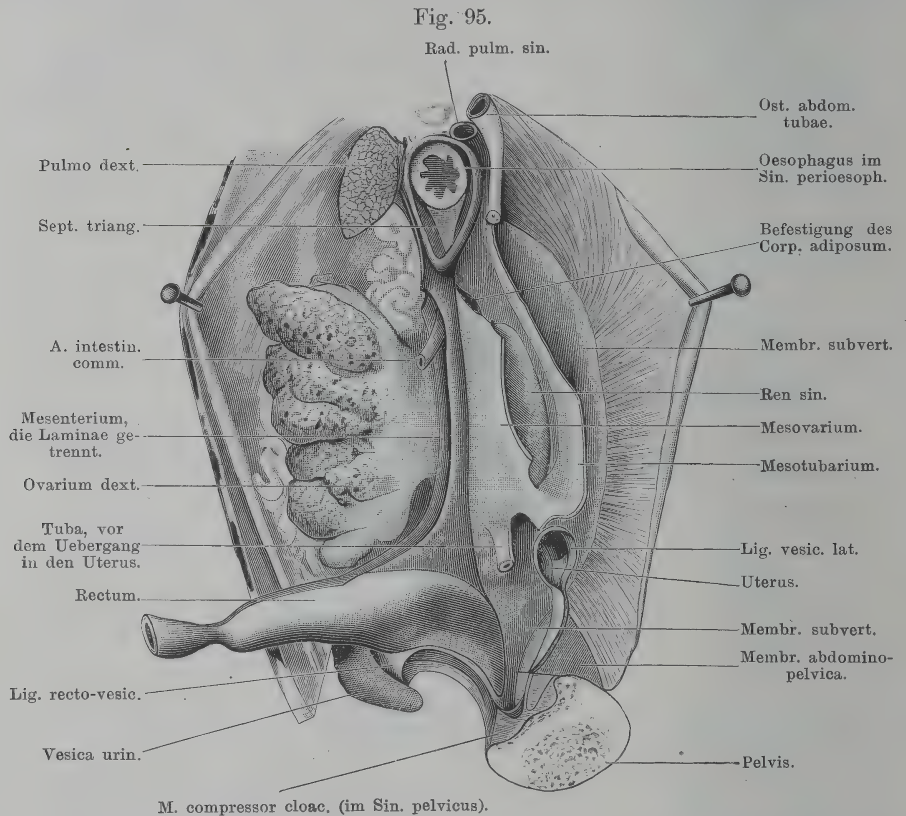
Ligamentum vesicale laterale.

Das *Ligamentum vesicale laterale* verbindet den seitlichen Theil der Blase mit der dorsalen Wand der grossen Rumpfhöhle und der lateralen Wand der

Beckenhöhle. Das Band als Ganzes ist dreiseitig, so dass man einen *Margo parietalis*, einen *Margo liber* und einen *Margo vesicalis* unterscheiden kann.

Margo parietalis. Die Befestigungslinie des *M. parietalis* beginnt vorn auf der *Membrana subvertebralis* (lateral von dem caudalen Ende der Niere, ziemlich nahe demselben), und greift hier beim Weibchen auch von lateral her auf die Ventralfläche des Uterus über (Fig. 95). Von hier aus geht sie caudal- und

Fig. 95.



Die wesentlichsten peritonealen Bänder beim Weibchen. Linke Hälfte der Leibeshöhle. Das Becken ist median durchschnitten, die linke Hälfte nach links umgelegt, die rechte entfernt. Der grösste Theil des linken Oviductes ist entfernt. Das Mesogastrium ist nicht dargestellt. Zweimal vergrössert.

etwas ventralwärts über die Innenfläche des *M. transversus abdominis*, dann über die Innenfläche der *Membrana abdomino-pelvica* auf die des *M. compressor cloacae*, auf der sie nahe dem caudalen Rande des Muskels aufhört. Die Befestigungslinie des *Ligamentum vesicale laterale* macht somit eine leichte Drehung durch, indem sie Anfangs (cranial) an der dorsalen Rumpfhöhlenwand, dann aber (caudal) an der lateralen Beckenwand hinzieht; die Ebene des Bandes selbst erleidet die entsprechende Drehung.

Das *Ligamentum vesicale laterale* besitzt den Charakter einer peritonealen Duplicatur, und so ziehen in dem geschilderten Verlaufe zwei Grenzlinien neben einander her. Cranial wie caudal sind sie durch einen nicht unbeträchtlichen Zwischenraum von einander getrennt, nur in der Mitte ihres Verlaufes kommen

sie auf eine kurze Strecke einander ganz nahe. Das ist so zu verstehen: Zwischen beiden Lamellen des *Ligamentum vesicale laterale* findet sich eine Fortsetzung des *Sinus subvertebralis*, die zur dorsalen Blasenwand geht. Während nun die beiden Lamellen cranial wie caudal bis an ihre Basis durch diesen Sinus getrennt werden, entspringt in jenem mittleren Gebiete das Band mit einer einfachen ungespaltenen Bindegewebslamelle, die erst in kurzer Entfernung von der Basis in die zwei Lamellen aus einander weicht. Es ist also nur ein niedriger Abschnitt im mittleren Theile des Bandes, der an der Basis einheitlich erscheint, und an dem der Charakter der peritonealen Duplicatur nur durch den doppelseitigen Epithelbelag ausgedrückt ist. Oft fand ich diese niedrige einheitliche Basispartie im mittleren Abschnitt des Bandes perforirt, so dass eine Communication des *Recessus retrovesicalis* mit dem *Recessus subvesicalis* möglich war.

Vorn gehen die Grenzlinien beider Lamellen des Bandes im Bogen in einander über, wobei sie ein grosses rundes Feld umziehen. Dieses „Feld“ ist eigentlich eine grosse Lücke in der *Membrana subvertebralis*, die aber beim Männchen durch eine dünne *Lamina cribrosa* theilweise wenigstens verschlossen wird. Beim Weibchen schiebt sich von medial her der Uterus in die Lücke vor, und so liegt die mediale Circumferenz des Kreises, den die Ursprungslinie des *Lig. vesicale laterale* vorn begrenzt, auf der Ventralfläche des Uterus; die „Lücke“ wird dadurch verkleinert. Durch die Lücke communicirt der *Sinus subvertebralis* mit dem im freien Rande des *Lig. vesicale laterale* eingeschlossenen Lymphsinus und durch diesen wieder mit dem *Sinus vesicalis lateralis*; ausserdem tritt auf diesem Wege die *A. recto-vesicalis* zur Blase. — Vom cranialen Rande des *M. compressor cloacae* aus tritt auch der *N. vesicalis* des *N. ischiadicus* (von der *Membrana abdomino-pelvica* aus) zwischen die beiden Lamellen des *Lig. vesicale laterale* und so zur Blase.

Der *Margo vesicalis* des *Lig. vesicale laterale* zieht am lateralen Umfang der Blase vom Blasenstiel bis nahe an den Blasenscheitel. Das Verhalten des Peritoneums an der Blase selbst wurde auf S. 267 genauer behandelt und ist in den Figg. 74 bis 76 (S. 266, 267) dargestellt.

Der *Margo liber* des *Ligamentum vesicale laterale* schliesst den Lymphraum ein, durch den der *Sinus subvertebralis* mit dem *Sinus vesicalis lateralis* zusammenhängt.

In dem caudalen Theil der Beckenhöhle weichen die beiden Lamellen des Bandes wieder mehr aus einander; die ventrale geht, ventralwärts umbiegend, in die *Pars pelvica* der *Membrana subvesicalis* über, die dorsale biegt dorsalwärts um und geht in die *Membrana subvertebralis* über. So kommt auch der hintere Abschluss des *Recessus subvesicalis* und des *Recessus retrovesicalis* der Pleuroperitonealhöhle zu Stande (Fig. 95).

Literatur
zur ersten Hälfte der dritten Abtheilung.

Eingeweidelehre im Allgemeinen.

1. Bergmann, C., und Leuckart, R., Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreichs. Neue Ausgabe. Stuttgart 1855.
2. v. Ebner, V., A. Koelliker's Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. umgearbeitete Auflage. Bd. 3, 1. Hälfte. Leipzig 1899.
3. Frey, H., Handbuch der Histologie und Histochemie des Menschen. 3. Aufl. Leipzig 1870.
4. Goette, A., Die Entwickelungsgeschichte der Unke (Bombinator igeneus). Leipzig 1875.
5. Haslam, G., The Anatomy of the Frog by Dr. Alexander Ecker, translated, with numerous annotations and additions. Oxford 1889.
6. Koelliker, A., Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen. 2. Bd., 2. Hälfte. Leipzig 1852.
7. Derselbe, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 5. Aufl. Leipzig 1867.
8. Derselbe, siehe v. Ebner.
9. Leydig, Fr., Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.
10. Derselbe, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt a. M. 1857.
11. Derselbe, Die anuren Batrachier der deutschen Fauna. Bonn 1877.
12. Ranvier, L., Technisches Lehrbuch der Histologie. Uebersetzt von W. Nicati und H. v. Wyss. 1888.
13. Stricker, S., Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere. Leipzig. Bd. 1: 1871; Bd. 2: 1872.
14. Wiedersheim, R. Ecker's Anatomie des Frosches. 3. (Schluss-) Abtheilung: Lehre von den Eingeweiden, dem Integument und den Sinnesorganen. Braunschweig 1882.

Apparatus intestinalis, mehrere Abschnitte.

1. Brotz, J., et Wagenmann, C. A., De Amphibiorum hepate, liene ac pancreate observationes zootomicae. Diss. inaug. Friburgi Brisg. 1838.
2. Foster, M., On some points of the epithelium of the frog's throat. The Journ. of Anatomy and Physiology, Vol. 3 (Sec. Ser., Vol. 2), 1869. (Pharynx und Oesophagus.)
3. Just, A., Zur Histologie und Physiologie des Flimmerepithels. Breslauer ärztliche Zeitschr. 7. Jahrg., 1885. (Rachen und Oesophagus.)
4. Derselbe, Dasselbe. Biolog. Centralbl., Bd. 6, 1886/87.

5. Klein, E., und Verson, E., Der Darmcanal. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Bd. 1, 1871.
6. Oppel, A., Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbelthiere. Theil 3. Mundhöhle, Bauchspeicheldrüse und Leber. Jena 1900.
7. Rindfleisch, E., Inwiefern und auf welche Weise gestattet der Bau der verschiedenen Schleimhäute den Durchgang von Blutkörperchen und anderen kleinen Theilen und ihre Aufnahme in die Gefässe? Virchow's Archiv, Bd. 22, 1861. (Darm-, Zungen- und Rachenschleimhaut.)
8. Schöbl, J., Ueber Wundernetze und Divertikel bildende Capillaren bei nackten Amphibien und in pathologischen Neoplasmen. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. 25, 1885. (Mundrachenhöhle und Oesophagus.)
9. Schulze, F. E., Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. 3, 1867. (Mundhöhle, Oesophagus, Magen, Dünn- und Dickdarm, Respirationstractus.)
10. Weysse, A. W., Ueber die ersten Anlagen der Hauptanhangsorgane des Darmcanals beim Frosch. Arch. f. mikroskop. Anatomie u. Entwickelungsg., Bd. 46, 1895. (Leber und Pancreas.)

Entwickelung des Kopfdarmes.

1. Boas, J. E. V., Ueber den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morpholog. Jahrbuch, Bd. 7, 1882.
2. Corning, H. K., Ueber einige Entwickelungsvorgänge am Kopfe der Anuren. Morpholog. Jahrbuch, Bd. 27, 1899.
3. Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. III. Die Entstehung und Bedeutung der Hypophysis bei Petromyzon Planeri. Mittheil. aus der zoolog. Station Neapel, Bd. 4, 1882.
4. Kupffer, C. v., Die Deutung des Hirnanhanges. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphologie u. Physiologie in München. 1894.
5. Lundborg, H., Die Entwickelung der Hypophysis und des Saccus vasculosus bei Knochenfischen und Amphibien. Zoolog. Jahrbücher, Abthl. f. Anatomie u. Ontogenie der Thiere, Bd. 7, 1894.
6. Maurer, Fr., Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien. Morpholog. Jahrb., Bd. 13, 1888 (Heft 2: 1887).
7. Derselbe, Die Schlundspaltenderivate von Echidna. Verhandl. d. Anatom. Gesellsch., 13. Versamml., Tübingen 1899. Anatom. Anz., Bd. 16, Ergänzungsheft, 1899.
8. de Meuron, P., Recherches sur le développement du thymus et de la glande thyroïde. Dissertation. Genève 1886.
9. Müller, W., Ueber die Entwickelung und den Bau der Hypophysis und des Processus infundibularis cerebri. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaften, Bd. 6, 1871.
10. Naue, H., Ueber Bau und Entwickelung der Kiemen der Froschlarven. Inaug.-Diss. Leipzig 1890. (Zeitschr. f. Naturwissenschaften, Bd. 63.)
11. Orr, H., Note on the development of Amphibians, chiefly concerning the central nervous system, with additional observations on the Hypophysis, Mouth and the appendages and skeleton of the head. Quart. Journal of microsc. science, Vol. 29, N. S. 1889.
12. Rathke, H., Ueber die Entstehung der Glandula pituitaria. Archiv f. Anatomie, Physik u. wissenschaftl. Medicin. 1838.
13. Rauber, A., und Moldenhauer, W., Ist die Tubenpaukenhöhle Product des Vorderdarmes oder der Mundbucht? Archiv f. Ohrenheilkunde, Bd. 14, 1878.

14. Schulze, F. E., Ueber die inneren Kiemen der Batrachierlarven. I. Ueber das Epithel der Mund-, Rachen- und Kiemenhöhle erwachsener Larven von Pelobates fuscus. Abhandl. d. Königl. Preuss. Akad. d. Wissensch. Berlin 1888.
15. Derselbe, Dasselbe. II. Skelet, Muskulatur, Blutgefässe, Filterapparat, respiratorische Anhänge und Athmungsbewegungen erwachsener Larven von Pelobates fuscus. Ebenda, 1892.
16. Spemann, H., Ueber die erste Entwickelung der Tuba Eustachii und des Kopfskelets von Rana temporaria. Zoolog. Jahrbücher, Abthl. f. Anatomie u. Ontogenie der Thiere, Bd. 11, 1898.
17. Valenti, G., Sulla origine e sul significato della Ipofisi. Atti e rend. del l'Accademia medico-chirurgica di Perugia, Vol. 7, 1895.
18. Villy, Fr., The development of the ear and accessory organs in the common frog. Quarterly Journal of microscop. science, Vol. 30, N. S., 1890.

Cavum oro-pharyngeale.

1. Arnold, J., Ueber die Kittsubstanz der Epithelien. (Anatomischer Theil.) Virchow's Archiv, Bd. 64, 1875. (Physiologischer Theil: siehe Thoma.)
2. Arnstein, C., Die Methylenblaufärbung als histologische Methode. Anatom. Anz., Bd. 2, 1887.
3. Beale, L. S., On the structure of the so-called apolar, unipolar, and bipolar nerve-cells of the frog. Philosoph. Transact. of the Royal Society of London, Vol. 153, Pt. II. For the year 1863. London 1864.
4. Bethe, A., Die Nervenendigungen im Gaumen und in der Zunge des Frosches. Archiv f. mikroskop. Anatomie u. Entwickelungsgesch., Bd. 44, 1895.
5. Biedermann, W., siehe Zunge, Nr. 7.
6. Billroth, Th., Einige Beobachtungen über das ausgedehnte Vorkommen von Nervenanastomosen im Tractus intestinalis. Archiv f. Anatomie, Physiologie u. wissenschaftl. Medicin, Jahrgang 1858.
7. Bruner, H. L., Description of new facial muscles in Anura, with new observations on the nasal muscles of Salamandridae. Anatom. Anz., Bd. 15, 1899.
8. Carter, Th. A., On the distal communication of the bloodvessels with the lymphatics; and on a diaplasmatic system of vessels. The Journal of Anatomy and Physiology, Vol. 4 (Sec. Ser., Vol. 3), 1870. (I. Pt.: 1869.)
9. Gaupp, E., Zur Lehre von dem Athmungsmechanismus beim Frosch. Arch. f. Anatomie u. Physiol., Anatom. Abthl. 1896.
10. Holl, M., Zur Anatomie der Mundhöhle von Rana temporaria. Sitzungsber. der K. Akad. d. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Cl., Bd. 95, 1887.
11. Joseph, H., Einige Bemerkungen zu F. Maurer's Abhandlung: „Blutgefässe im Epithel". Archiv f. mikroskop. Anatomie u. Entwickelungsgesch., Bd. 52, 1898.
12. Just: siehe „Apparatus intestinalis, mehrere Abschnitte", Nr. 3 u. 4.
13. Koelliker: siehe „Eingeweidelehre im Allgemeinen" Nr. 6. (S. 342, 598.)
14. Langer, C., Ueber das Lymphgefässsystem des Frosches. Sitzungsber. der K. Akad. d. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Cl., Bd. 55, Abthl. I, 1867.
15. Leydig, F., Vascularisirtes Epithel. Archiv f. mikroskop. Anatomie und Entwickelungsgesch., Bd. 52, 1898.
16. Lorent, H., Ueber den Mitteldarm von Cobitis fossilis L. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 15, 1878.
17. Marcacci, A., L'asphyxie chez les animaux à sang froid. Arch. ital. d. Biologie, T. 21, 1894.

18. Maurer, F., Blutgefässe im Epithel. Morpholog. Jahrbuch, Bd. 25, 1898. (2. Heft: 1897.)
19. Oppel, A., Verdauungs-Apparat. Merkel u. Bonnet, Ergebnisse der Anatomie u. Entwickelungsgesch., Bd. 7: 1897. — (1898.)
20. Derselbe, siehe „Apparatus intestinalis, mehrere Abschnitte", Nr. 6.
21. Schöbl, J., Ueber Divertikel bildende Capillaren in der Rachenschleimhaut nackter Amphibien nebst einer Mittheilung über die Resultate einer neuen Injectionsmethode. Sitzungsber. d. Königl. Böhm. Gesellsch. d. Wissensch. Prag. Jahrgang 1878. (Prag 1879.)
22. Schöbl, J.: siehe „Apparatus intestinalis, mehrere Abschnitte", Nr. 8.
23. Schulze, F. E., Die Geschmacksorgane der Froschlarven. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 6, 1870.
24. Seydel, O., Ueber die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Amphibien. Morpholog. Jahrb., Bd. 23, 1895.
25. Derselbe, Ueber die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Land- und Sumpfschildkröten. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Festschrift zum 70. Geburtstag von Carl Gegenbaur, Bd. 2, 1896.
26. Stirling, W., and Macdonald, J. F., The minute structure of the palatine nerves of the frog, and the termination of nerves in blood-vessels and glands. The Journal of Anatomy and Physiology, Vol. 17, 1883.
27. Thoma, R., Beitrag zur Physiologie der Kittleisten des Epithels. Centralbl. f. d. medicin. Wissensch., 1875.
28. Derselbe, Ueber die Kittsubstanz der Epithelien. (Physiologischer Theil.) Virchow's Archiv, Bd. 64, 1875. (Anatomischer Theil: siehe Arnold.)

Mundhöhlendrüsen.

1. Born, G., Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Morpholog. Jahrb., Bd. 2, 1877. (Breslauer Habilitationsschrift, 1877.)
2. Gaupp, E., Anatomische Untersuchungen über die Nervenversorgung der Mund- und Nasenhöhlendrüsen der Wirbelthiere. Morpholog. Jahrbuch, Bd. 14, 1888.
3. Leydig, Fr.: siehe „Eingeweidelehre im Allgemeinen", Nr. 9.
4. Reichel, P., Beiträge zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbelthiere. Morpholog. Jahrb., Bd. 8, 1882. (Inaug.-Diss., Breslau 1882.)
5. Wiedersheim, R., Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien und die Glandula intermaxillaris der Anuren. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 27, 1876.
6. Zeller, A., Die Abscheidung des indig-schwefelsauren Natrons in den Drüsen. Virchow's Archiv, Bd. 73, 1878.

Zähne.

1. Heincke, Fr., Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbelthiere. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 23, 1873.
2. Hertwig, O., Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. 11, Suppl., 1874.
3. Leydig, Ueber die Molche (Salamandrina) der württembergischen Fauna. Troschel's Archiv f. Naturgeschichte, Jahrgang 33, Bd. 1, 1867.
4. Derselbe, siehe „Eingeweidelehre im Allgemeinen", Nr. 9 und 11.
5. Liebert, J., Die Metamorphose des Froschmundes. Inaug.-Diss., Leipzig 1894.
6. Owen, R., Odontography. London 1840—1845.

7. Sirena, S., Ueber den Bau und die Entwickelung der Zähne bei den Amphibien und Reptilien. Verhandl. d. physikal.-medicin. Gesellschaft in Würzburg, N. F., Bd. 2, 1872.
8. Smith, W. J., Beitrag zur differentiellen Diagnose der Rana fusca s. platyrrhinus und Rana arvalis s. oxyrrhinus auf Grund der an den Gaumenzähnen nachweisbaren Unterschiede. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. 32, 1883.

Zunge.

1. Arnold, J., Ueber Diapedesis. Eine experimentelle Studie. Erste Mittheilung. Virchow's Archiv, Bd. 58, 1873.
2. Derselbe, siehe „Cavum oro-pharyngeale", Nr. 1.
3. Derselbe, Die Demonstration der Nervenendausbreitung in den Papillae fungiformes der lebenden Froschzunge. Anatom. Anz., Bd. 17, 1900.
4. Beale, L., New observations upon the minute anatomy of the papillae of the frog's tongue. Philos. Transact. of the R. Soc. of London. For the year 1865, Vol. 155. London 1865.
5. Bethe, A.: siehe „Cavum oro-pharyngeale", Nr. 4.
6. Biedermann, W., Ueber morphologische Veränderungen der Zungendrüsen des Frosches bei Reizung der Drüsennerven. Sitzungsber. d. K. Akademie d. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Cl., Bd. 86, 3. Abthl., Jahrgang 1882. (Wien 1883.)
7. Derselbe, Zur Histologie und Physiologie der Schleimsecretion. Sitzungsbericht d. K. Akademie d. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Cl., Bd. 94, 3. Abthl., Jahrgang 1886. (Wien 1887.)
8. Biesiadecki, A. v., und Herzig, A., Die verschiedenen Formen der quergestreiften Muskelfasern. Sitzungsber. d. K. Akademie d. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Cl., Bd. 33, Jahrgang 1858. (Wien 1859.)
9. Billroth, Th., Ueber die Epithelialzellen und die Endigungen der Muskel- und Nervenfasern in der Zunge. Deutsche Klinik, 1857.
10. Derselbe, Ueber die Epithelialzellen der Froschzunge sowie über den Bau der Cylinder- und Flimmerepithelien und ihr Verhältniss zum Bindegewebe. Müller's Archiv f. Anatomie, Physiologie und wissenschaftl. Medicin, Jahrgang 1858.
11. Brücke, Ueber eine Beobachtung des Herrn Molin von Verzweigungen der Primitivnervenröhren. Sitzungsber. d. K. Akademie d. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Cl., Bd. 3, 2. Abthl., Jahrgang 1849.
12. Cohnheim, Untersuchungen über die embolischen Processe. 1872.
13. Dugès, A., Recherches anatomiques et physiologiques sur la déglutition dans les Reptiles. Annales des sciences naturelles, 1re série, T. XII, 1827.
14. Engelmann, Th., Ueber die Endigungsweise der Geschmacksnerven des Frosches. Vorläufige Mitthl. Centralbl. f. d. med. Wissensch., 1867.
15. Derselbe, Over de uiteinden der smaakzenuwen in de tong van den Kikvorsch. Arch. voor Natuur. — en Geneesk. III. — Onderzockingen gedaan in het physiol. laborat. der Utrecht'sche hoogeschool. Tweede reeks. I. 1867—1868. (Nicht zugänglich.)
16. Derselbe, Ueber die Endigungen der Geschmacksnerven in der Zunge des Frosches. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 18, 1868. (1. Heft: Dec. 1867.)
17. Derselbe, Die Geschmacksorgane. Stricker's Handbuch der Gewebelehre, Bd. II, 1872.
18. Fixsen, C., De linguae raninae textura disquisitiones microscopicae. Dissertatio inauguralis. Dorpati Livonorum, 1857.

19. Gegenbaur, C., Zur Phylogenese der Zunge. Morphol. Jahrb., Bd. 21, 1894.
20. Gottschau, M., Ueber Geschmacksorgane der Wirbelthiere. Biol. Centralblatt, Bd. 2, 1882/83.
21. Hartmann, R., Ueber die Endigungsweise der Nerven in den Papillae fungiformes der Froschzunge. Arch. f. Anatomie, Physiologie u. wissenschaftl. Medicin, Jahrgang 1863.
22. Hermann, L., und Luchsinger, B., Ueber Secretionsströme an der Zunge des Frosches, nebst Bemerkungen über einige andere Secretionsströme. Pflüger's Archiv, Bd. 18, 1878.
23. Holl, M.: siehe „Cavum oro-pharyngeale", Nr. 10.
24. Hoyer, Mikroskopische Untersuchungen über die Zunge des Frosches. Archiv f. Anatomie, Physiologie u. wissenschaftl. Medicin, Jahrgang 1859.
25. Hyrtl, Ueber abwickelbare Gefässknäuel in der Zunge der Batrachier. Sitzungsber. d. K. Akademie d. Wissensch. Wien. Mathem.-naturw. Cl., Bd. 48, Theil 1, 1863.
26. Jourdain, S., Recherches sur le système lymphatique de la Rana temporaria. L. Revue des sciences nat., 3e sér., T. I, Montpellier et Paris, 1882.
27. Kallius, E., Beiträge zur Entwickelung der Zunge. I. Theil: Amphibien und Reptilien. Merkel u. Bonnet, Anatomische Hefte, Bd. 16, 1901.
28. Key, E., Ueber die Endigungsweise der Geschmacksnerven in der Zunge des Frosches. Archiv f. Anatomie, Physiologie u. wissenschaftl. Medicin. Jahrgang 1861.
29. Klein, E.: siehe „Apparatus intestinalis, mehrere Abschnitte", Nr. 5.
30. Langer, C.: siehe „Cavum oro-pharyngeale", Nr. 14.
31. Lépine, Ueber Entstehung und Verbreitung des thierischen Zuckerfermentes. (Vorgelegt von C. Ludwig.) Bericht über die Verhandl. d. Königl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Leipzig. Mathem.-physik. Cl., Bd. 22, 1870.
32. Leydig, F., Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. Bonn 1883.
33. Ludwig Ferdinand, Königl. Prinz von Bayern, Zur Anatomie der Zunge. Eine vergleichend-anatomische Studie. München 1884.
34. Merkel, F., Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere. Rostock 1880.
35. Molin: siehe Brücke.
36. Nagel, W., Vergleichend-physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibliotheca zoolog. 1894.
37. Rippmann, Th., Ueber das Vorkommen von Theilungen der Muskelfasern in der Zunge der Wirbelthiere und des Menschen. Zeitschr. f. ration. Med. Herausgegeben von Henle u. Pfeufer. III. Reihe, Bd. 14, 1862.
38. Smirnow, A., Ueber die Beziehungen zwischen dem Muskel- und elastischen Gewebe bei den Wirbelthieren. Anatom. Anz., Bd. 15, 1899.
39. Thoma: siehe „Cavum oro-pharyngeale", Nr. 28.
40. Waller, A., Microscopic examination of some of the principal tissues of the animal frame, as observed in the tongue of the living frog, toad etc. The London. Edinburgh and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science, Vol. 29, 1846.
41. Derselbe, Microscopic examination of the papillae and nerves of the tongue of the frog, with observations on the mechanism of Taste. The London, Edinburgh and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science, Vol. 30, 1847.
42. Derselbe, Minute structure of the organ of taste in vertebrate animals. Proc. of the R. Society, Vol. 5, 1848.

43. Waller, A., Minute structure of the papillae and nerves of the tongue of the frog and toad. Communicatad by Richard Owen. Philos. Transact. of the R. Soc. of London. For the year 1849, Pt. I.

Schallblasen.

1. Camerano, L., Nota intorno ai sacchi vocali dei maschi delle Ranae fuscae d'Italia. Zoolog. Anz., Jahrg. 9, 1886.
2. Leydig: siehe „Eingeweidelehre im Allgemeinen", Nr. 9 u. 11.
3. Rapp, W. v., Ueber die Stimmblasen der Batrachier. Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg. Zweiter Jahrg. 1846.

Hypochorda.

1. Bergfeldt, A., Chordascheiden und Hypochorda bei Alytes obstetricans. Merkel u. Bonnet, Anatomische Hefte, Bd. 7, 1896.
2. Field, H. H., Bemerkungen über die Entwickelung der Wirbelsäule bei den Amphibien; nebst Schilderung eines abnormen Wirbelsegmentes. Morphol. Jahrb., Bd. 22, 1895.
3. Hasse, C., Die Entwickelung der Wirbelsäule von Triton taeniatus. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 53, Suppl. 1892.
4. Derselbe, Die Entwickelung der Wirbelsäule der ungeschwänzten Amphibien. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 55, 1892.
5. Klaatsch, H., Zur Frage nach der morphologischen Bedeutung der Hypochorda. Morpholog. Jahrb., Bd. 25, 1897.
6. Stöhr, Ph., Ueber die Entwickelung der Hypochorda und des dorsalen Pancreas bei Rana temporaria. Morpholog. Jahrb., Bd. 23, 1895.

Rumpfdarm.

1. Arnstein, C.: siehe „Cavum oro-pharyngeale", Nr. 2.
2. Auerbach, L., Ueber einen Plexus myentericus, einen bisher unbekannten ganglio-nervösen Apparat im Darmcanal der Wirbelthiere. Vorl. Mittheil., Breslau 1862.
3. Derselbe, Fernere vorläufige Mittheilung über den Nervenapparat des Darmes. Virchow's Archiv, Bd. 30, 1864.
4. Berry, R., The true caecal apex, or the vermiform appendix: its minute and comparative anatomy. The Journal of Anat. and Physiol., Vol. 35, N. S., Vol. 15, 1900.
5. Biedermann, W., Untersuchungen über das Magenepithel. Sitzungsbericht d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Cl., Bd. 51, 3. Abthl., 1875.
6. Bischoff, Th., Ueber den Bau der Magenschleimhaut. Müller's Archiv, Jahrgang 1838.
7. Bizzozero, G., Ueber die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmcanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. 2. Mittheilung. Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. 40, 1892.
8. Derselbe, Dasselbe. 3. Mittheilung. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 42, 1893.
9. Bleyer, E., Magenepithel und Magendrüsen der Batrachier. Inaug.-Diss., Königsberg 1874.
10. Braun, M., Zum Vorkommen von Flimmerepithel im Magen. Zoolog. Anz., Bd. 3, 1880.
11. de Bruyne, C., De la présence du tissu réticulé dans la tunique musculaire de l'intestin. C. R. Acad. Par. T. 113, 1891.

12. de Bruyne, C., De la phagocytose et de l'absorption de la graisse dans l'intestin. I, II et III comm. prél. Annales de la société de médecine de Gand., Bd. 70, 1891. (Citirt nach Oppel.)
13. Capparelli, A., Die nervösen Endigungen in der Magenschleimhaut. Biol. Centralbl., Bd. 11, 1891.
14. Cohn, Th., Ueber Intercellularlücken und Kittsubstanz. Merkel u. Bonnet, Anat. Hefte, I. Abthl., Heft 15 (Bd. 5), 1895.
15. Contejean, Ch., Sur la digestion stomacale de la grenouille. C. R. Acad. sc. Par., T. 112, 1891.
16. Derselbe, Sur l'innervation de l'estomac chez les Batraciens. C. R. Acad. sc. Par., T. 113, 1891.
17. Cuénot, L., Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. I. Vertébrés. Archiv zool. expér. et générale, II. série, Bd. 7, 1889.
18. Dekhuyzen, M. C., Ueber Mitosen in frei im Bindegewebe gelegenen Leukocyten. Anatom. Anz., Bd. 6, 1891.
19. Drasch, O., Beiträge zur Kenntniss des feineren Baues des Dünndarmes, insbesondere über die Nerven desselben. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Cl., Bd. 82, Abthl. III, Jahrg. 1880. (Wien 1881.)
20. Eberth, C., Ueber den feineren Bau der Darmschleimhaut. Würzburger naturwissenschaftl. Zeitschr., Bd. 5, 1864.
21. Edinger, L., Zur Kenntniss der Drüsenzellen des Magens, besonders beim Menschen. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 17, 1879.
22. Eimer, Th., Zur Becherfrage. Virchow's Archiv, Bd. 40, 1867.
23. Derselbe, Zur Geschichte der Becherzellen, insbesondere derjenigen der Schleimhaut des Darmcanals. Inaug.-Diss., Berlin 1867.
24. Derselbe, Ueber Becherzellen. Virchow's Archiv, Bd. 42, 1868.
25. Derselbe, Die Wege des Fettes in der Darmschleimhaut bei seiner Resorption. Virchow's Archiv, Bd. 48, 1869.
26. Fränkel, S., Beiträge zur Physiologie der Magendrüsen. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. 48, 1891.
27. Derselbe, Bemerkungen zur Physiologie der Magenschleimhaut der Batrachier. Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. 50, 1891.
28. Garten, S., Die Intercellularbrücken der Epithelien und ihre Function. Archiv f. Anat. und Physiol., Physiol. Abthl. 1895.
29. Gerlach, L., Ueber den Auerbach'schen Plexus myentericus. Bericht über d. Verhandl. d. K. sächs. Ges. d. Wissensch. Leipzig. Math.-phys. Cl., Bd. 25, 1873.
30. Goltz, Fr., Studien über die Bewegungen der Speiseröhre und des Magens des Frosches. Pflüger's Archiv f. d. ges. Phys., Bd. 6, 1872.
31. Gonjaew, Ueber die Nerven des Verdauungscanals. Mitgetheilt von Prof. C. Arnstein in: Bericht über die physiologischen und histologischen Mittheilungen, die auf der IV. Versammlung russischer Naturforscher gemacht wurden. Pflüger's Archiv f. d. ges. Phys., Bd. 8, 1874.
32. Derselbe, Die Nerven des Nahrungsschlauches. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 11, 1875.
33. Grimm, J., Ein Beitrag zur Anatomie des Darmes. Inaug.-Diss., Dorpat 1866.
34. Grünhagen, A., Ueber Fettresorption und Darmepithel. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 29, 1887.
35. Grützner, P., Ueber Bildung und Ausscheidung von Fermenten. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 20, 1879.
36. Derselbe, Ueber die Muskulatur des Froschmagens. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 83, 1901. (Nicht mehr benutzt.)

37. Grützner, P., u. v. Swieçicki, H., Bemerkungen über die Physiologie der Verdauung bei den Batrachiern. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 49, 1891.
38. Heidenhain, M., Ueber die Structur der Darmepithelzellen. Sitzungsber. d. physikal.-medic. Gesellsch. zu Würzburg, 1899.
39. Derselbe, Ueber die Structur der Darmepithelzellen. Archiv f. mikroskop. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 54, 1899.
40. Heidenhain, R., Untersuchungen über den Bau der Labdrüsen. Archiv f. mikroskop. Anat., Bd. 6, 1870.
41. Derselbe, Physiologie der Absonderungsvorgänge. Handb. d. Physiol. von L. Hermann, Bd. 5, 1883.
42. Derselbe, Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Supplement zum 43. Bande des Arch. f. d. ges. Physiol. 1888.
43. Hoehl, E., Ueber das Verhältniss des Bindegewebes zur Muskulatur. Anat. Anz., Bd. 14, 1898.
44. Howes, G., On the intestinal canal of the Ichthyopsida, with especial reference to its Arterial supply and the Appendix digitiformis. The Linnean Society's Journ., Zoology, Vol. 23, 1890.
45. Klein, E., Contributions to the Anatomy of Auerbach's Plexus in the intestine of the frog and toad. Quarterly Journ. of microscop. sc., Vol. 13, N. S., 1873.
46. Langendorff, O., und Laserstein, S., Die feineren Absonderungswege der Magendrüsen. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 55, 1894.
47. Langer, C., Ueber das Lymphgefässsystem des Frosches. I. Lymphgefässe des Darmes. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Mathem.-naturw. Cl., Bd. 53, Abthl. I, 1866.
48. Langley, J., On the Changes in Pepsin-forming Glands during Secretion. Journ. of Physiol., Vol. II, 1879—1880.
49. Derselbe, On the Histology and Physiology of Pepsin-forming Glands. Philosoph. Transact. of the R. Soc. of London, Vol. 172, Pt. 3, 1881.
50. Derselbe, On the structure of secretory cells and on the Changes which take place in them during secretion. Internat. Monatsschr. f. Anat. und Histol., Bd. I, 1884.
51. Mayer, S., Die Membrana peri-oesophagealis. Anatom. Anz., Bd. 7, 1892.
52. Derselbe, Beiträge zur histologischen Technik. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Mathem.-naturw. Cl., Bd. 135, III. Abthl., Jahrg. 1882.
53. Monti, R., Su la morfologia comparata dei condotti escretori delle ghiandole gastriche nei Vertebrati. Boll. Sc. Maggi, Zoja etc.: Anno 20, Nr. 2, 1898. (Nur nach den Referaten in Archives italiennes de Biologie, T. 30 und dem Schwalbe'schen Jahresbericht bekannt.)
54. Müller, C., Zur Kenntniss der Ausbreitung und Endigungsweise der Magen-, Darm- und Pancreasnerven. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 40, 1892.
55. Nicolas, A., Sur la constitution du protoplasma des cellules épithéliales des villosités de l'intestin grêle et sur l'état de ces cellules pendant l'absorption des graisses. (Note préliminaire.) Bullet. d. séances de la société des sciences d. Nancy, 2ème année, Nr. 5, 1890.
56. Derselbe, Recherches sur l'épithélium de l'intestin grêle. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol., Bd. 8, 1891.
57. Nuhn, A., Ueber die Magenformen der Wirbelthiere. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1870.
58. Nussbaum, M., Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. 1. Mittheilung. Die Fermentbildung in den Drüsen. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 13, 1877.

59. Nussbaum, M., Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. 2. Mittheilung. Die Fermentbildung in den Drüsen. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 15, 1878.
60. Derselbe, Dasselbe. 3. Mittheilung. Die Fermentbildung in den Drüsen. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 16, 1879.
61. Derselbe, Dasselbe. 4. Mittheilung. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 21, 1882.
62. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss des feineren Baues und der Function der Drüsenzellen. Zool. Anz., 5. Jahrg., 1882.
63. Oppel, A., Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbelthiere. Jena, G. Fischer. 1. Theil: Der Magen, 1896. 2. Theil: Schlund und Darm, 1897.
64. Derselbe, Ueber Pigmentzellen des Wirbelthierdarmes. Sitzungsber. der Ges. f. Morphol. u. Physiol. in München. Sitzung vom 17. Dec. 1889. 1890.
65. Derselbe, Die Magendrüsen der Wirbelthiere. Anat. Anz., Bd. 11, 1896.
66. Panizza, B., Sopra il sistema linfatico dei Rettili, ricerche zootomiche. Pavia 1833.
67. Partsch, C., Beiträge zur Kenntniss des Vorderdarmes einiger Amphibien und Reptilien. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 14, 1877.
68. Ramón y Cajal, S., El plexo de Auerbach de los Batracios. Trabajos del Laboratorio de Histologia de la Facultad de Medicina de Barcelona. Barcelona 1892. (Unzugänglich.)
69. Ranvier, Leçons sur le système musculaire, 1880. (Unzugänglich.)
70. Derselbe, De la membrane du sac lymphatique oesophagien de la Grenouille. C. R. Acad. sc. Par., Bd. 111, 1890.
71. Recklinghausen, F. v., Die Lymphgefässe und ihre Beziehung zum Bindegewebe. Berlin 1862.
72. Regéczy, E. v., Ueber die Epithelzellen des Magens. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 18, 1880.
73. Remak, R., Ueber peripherische Ganglien an den Nerven des Nahrungsrohres. Müller's Archiv f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1858.
74. Rollet, A., Bemerkungen zur Kenntniss der Labdrüsen und der Magenschleimhaut. Untersuchungen aus dem Institute für Physiologie und Histologie in Graz. Heft 2, 1871.
75. Rusconi, M., Rifflessioni sopra il sistema linfatico dei Rettili. Pavia 1845.
76. Sacchi, M., Contribuzioni all' Istologia ed Embriologia dell' apparecchio digerente dei batraci e dei rettili. Atti della Società Italiana di Scienze natur., Vol. 29. Milano 1886.
77. Dieselbe, Sulla morfologia delle glandule intestinali dei Vertebrati. Bollettino scientifico, Nr. 2, 1886.
78. Sacerdotti, C., Sulla regeneratione dell' epitelio muciparo del tubo gastroenterico degli Anfibi. Atti di R. accad. de scienze d. Torino. Vol. 31, 1896.
79. Derselbe, Sur la régénération de l'épithelium mucipare du tube gastroentérique des Amphibies. Arch. ital. de Biolog., Tome 26, 1896.
80. Derselbe, Ueber die Regeneration des Schleimepithels des Magendarmcanals bei den Amphibien. Archiv f. mikrosk. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 48, 1897.
81. Sappey, C., Traité d'Anatomie générale, P. II, Paris 1894.
82. Schöbl, J.: siehe „Apparatus intestinalis, mehrere Abschnitte", Nr. 8.
83. Schultz, P., Die glatte Muskulatur der Wirbelthiere. I. Ihr Bau. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abthl. 1895.
84. Derselbe, Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Leistungsfähigkeit der längsgestreiften Muskeln der Wirbelthiere. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abthl. 1897.

85. Schultz, P., Die längsgestreifte (glatte) Muskulatur der Wirbelthiere. II. Ihre Verrichtung. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abtheil. 1897.
86. Derselbe, Zur Physiologie der längsgestreiften (glatten) Muskeln. Archiv f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abthl. 1897.
87. Derselbe, Quergestreifte und längsgestreifte Muskeln. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abthl. 1897.
88. Derselbe, Ueber die Anordnung der Muskulatur im Magen der Batrachier. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abthl. 1900.
89. Schulze, F. E., Epithel- und Drüsenzellen. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 3, 1867.
90. Smirnow, A., Ueber die Nervenendigungen im Oesophagus des Frosches. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 10, 1893.
91. Steinach, E., Ueber die motorische Innervation des Darmtractus durch die hinteren Spinalnervenwurzeln. Lotos, N. F., Bd. 4, 1893.
92. Steinach, E., unter Mitwirkung von Hugo Wiener, Motorische Functionen hinterer Spinalnervenwurzeln. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 60, 1895.
93. Steinach, E., Ueber die viscero-motorischen Functionen der Hinterwurzeln und über die tonische Hemmungswirkung der Medulla oblongata auf den Darm des Frosches. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 71, 1898.
94. Swieçicki, H. v., Untersuchung über die Bildung und Ausscheidung des Pepsins bei den Batrachiern. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 13, 1876.
95. Thanhoffer, L. v., Beiträge zur Fettresorption und histologischen Structur der Dünndarmzotten. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 8, 1874.
96. Trinkler, N., Zur Kenntniss des feineren Baues der Magenschleimhaut, insbesondere der Magendrüsen. Centralbl. f. d. med. Wissensch., 21. Jahrg., 1883.
97. Derselbe, Ueber den Bau der Magenschleimhaut. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 24, 1885.
98. Trütschel, K., Ueber die Endigung der Nerven in der Schleimhaut des Magens. Centralbl. f. d. med. Wissensch., 8. Jahrg., 1870.
99. Valatour, M., Recherches sur les glandes gastriques et les tuniques musculaires du tube digestif dans les Poissons osseux et les Batraciens. Ann. d. scienc. nat., 4ème série, Zoologie, Tome 16, 1861.
100. Waters, W., Some vaso-motor functions of the spinal nerves in the frog. Journal of Physiol., Vol. 6, 1885. (Die Form des Titels in Theil II ist incorrect.)
101. Winkler, H., Ein Beitrag zur Physiologie der glatten Muskeln. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 71, 1898.
102. Wood-Jones, F., Note on an outgrowth of a lymphoid nature from the junction of the large and small intestine of a frog (Rana temporaria). Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 39, N. S., Vol. 14, 1900.

Pancreas.

1. Böll, F., Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der acinösen Drüsen. Inaug.-Diss., Berlin 1869.
2. Eberth, C. J., u. Müller, K., Untersuchungen über das Pancreas. Zeitschrift f. wissensch. Zool., Bd. 53, Suppl. 1892.
3. Ebner, V. v., Ueber die Anfänge der Speichelgänge in den Alveolen der Speicheldrüsen. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 8, 1872.
4. Derselbe: siehe „Eingeweidelehre im Allgemeinen“, Nr. 2.

5. Gaule, Kerne, Nebenkerne und Cytozoën. Centralbl. f. d. med. Wissensch., 1881.
6. Derselbe, Ueber die Bedeutung der Cytozoën für die Bedeutung der thierischen Zellen. Tageblatt, 58. Versamml. Deutsch. Naturf. u. Aerzte. Strassburg 1885.
7. Goeppert, E., Die Entwickelung und das spätere Verhalten des Pancreas der Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. 17, 1891.
8. Harris, V. D., and Gow, W. J., Note upon one or two points in the comparative histology of the Pancreas. The Journal of Physiology, Vol. 15, 1894.
9. Laguesse, E., Structure et développement du Pancréas, d'après les travaux récents. Journ. de l'Anatomie et de la Physiologie, 30ème année. 1895.
10. Langerhans, P., Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Bauchspeicheldrüse. Inaug.-Diss., Berlin 1869.
11. Laserstein, S., Ueber die Anfänge der Absonderungswege in den Speicheldrüsen und im Pankreas. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 55, 1894.
12. Latschenberger, J., Ueber den Bau des Pancreas. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Cl., Bd. 65, Abthl. III, 1872.
13. Lewaschew, S. W., Ueber eine eigenthümliche Veränderung der Pancreaszellen warmblütiger Thiere bei starker Absonderungsthätigkeit der Drüse. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 26, 1886.
14. Monti, Rina, Ricerche anatomico-comparative sulla minuta innervazione degli organi trofici nei cranioti inferiori. Mem. prem. dal Reale Istit. Lomb. scienze e lettere al concorso straordinario Cagnoli-Scaderto il 30 Aprile 1897. Torino 1898. (Mir nur aus den Referaten in Arch. ital. d. Biologie, T. 30 und dem Schwalbe'schen Jahresberichte bekannt.)
15. Mouret, J., Contribution à l'étude des cellules glandulaires. (Pancréas.) Journal de l'Anatomie et de la Physiologie. Année 31, 1895.
16. Müller, J., De glandularum secernentium structura penitiori earumque prima formatione in homine atque animalibus. Lips. 1830.
17. Nussbaum, M., Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. IV. Mitthl. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 21, 1882.
18. Ogata, M., Die Veränderungen der Pancreaszellen bei der Secretion. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abthl. 1883.
19. Oppel, A.: siehe „Apparatus intestinalis, mehrere Abschnitte", Nr. 6.
20. Platner, G., Ueber die Entstehung des Nebenkernes und seine Beziehung zur Kerntheilung. (Mit Nachtrag.) Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 26, 1886.
21. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilung. IV. Die Entstehung und Bedeutung der Nebenkerne im Pancreas, ein Beitrag zur Lehre von der Secretion. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 33, 1889.
22. Podwyssotski, W., Beiträge zur Kenntniss des feineren Baues der Bauchspeicheldrüse. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 21, 1882.
23. Ramón y Cajal, S., y Sala, C., Terminaçión de los nervios y tubos glandulares del pancreas de los vertebrados. Barcelona 1891. (Mir nicht zugänglich.)
24. Rusconi, D. M., Développement de la grenouille commune depuis le moment de sa naissance jusqu'à son état parfait. Milan 1826.
25. Smirnow, A.: siehe „Rumpfdarm", Nr. 90.
26. Steinhaus, J., Ueber parasitäre Einschlüsse in den Pancreaszellen der Amphibien. Ziegler's Beiträge zur pathol. Anatomie u. zur allgem. Pathologie, Bd. 7, 1890.
27. Stöhr, Ph., Ueber die Entwickelung der Hypochorda und des dorsalen Pancreas bei Rana temporaria. Morphol. Jahrb., Bd. 23, 1895.

28. Ver Eecke, A., Modifications de la cellule pancréatique pendant l'activité sécrétoire. Archives de Biologie, T. 13, 1893.
29. Weysse, A. W.: siehe „Apparatus intestinalis, mehrere Abschnitte", Nr. 10.
30. Zeller, A., Die Abscheidung des indigschwefelsauren Natrons in den Drüsen. Virchow's Archiv, Bd. 73, 1878.

Leber.

1. Barfurth, D., Vergleichend-histochemische Untersuchungen über das Glycogen. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 25, 1885.
2. Berkley, Studies in the histology of the liver. Anat. Anz. Bd. 8, 1893.
3. Boll, F., Die Bindesubstanz der Drüsen. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 5, 1869.
4. Braus, H., Untersuchungen zur vergleichenden Histologie der Leber der Wirbelthiere. Hab. Schrift, Jena. G. Fischer, 1896.
5. Derselbe, Untersuchungen zur vergleichenden Histologie der Leber der Wirbelthiere. Semon, Zoolog. Forschungsreisen in Australien etc. II. (Denkschrift med.-naturw. Gesellsch. z. Jena, Bd. 5. Jena 1894 bis 1897.)
6. Brunn, A. v., Flimmerepithel in den Gallengängen des Frosches. Zoolog. Anz., 6. Jahrg., 1883.
7. Eberth, C. J., Zur Kenntniss der Verbreitung glatter Muskeln. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 12, 1863.
8. Derselbe, Ueber den feineren Bau der Leber. Centralbl. f. d. medicin. Wissensch., Dec. 1866.
9. Derselbe, Untersuchungen über die normale und pathologische Leber. 1. Die normale Leber. Virchow's Archiv, Bd. 39, 1867. 2. Die Pigmentleber der Frösche und die Melanämie. Virchow's Archiv, Bd. 40, 1867.
10. Derselbe, Untersuchungen über die Leber der Wirbelthiere. Archiv f. mikroskop. Anat., Bd. 3, 1867.
11. Ebner, M. v.: siehe „Pancreas", Nr. 3.
12. Flemming, W., Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung Leipzig 1882.
13. Fraser, J. W., and Fraser, E. H., Preliminary note on inter- and intracellular passages in the liver of the frog. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 29, 1895, N. S., Vol. 9.
14. Gaule: siehe „Pancreas", Nr. 6.
15. Gerlach, L., Ueber die Nerven der Gallenblase. Vorläufige Mittheilung. Centralbl. f. d. med. Wissensch., 11. Jahrg., 1873.
16. Goeppert, E.: siehe „Pancreas", Nr. 7.
17. Hammar, J. A., Ueber einige Hauptzüge der ersten embryonalen Leberentwickelung. Anat. Anz., Bd. 13, 1897.
18. Heidenhain, R.: siehe „Rumpfdarm", Nr. 41.
19. Hering, E., Ueber den Bau der Wirbelthierleber (2 Mittheilungen). Sitzungsberichte d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Cl., Bd. 54, 1866.
20. Derselbe, Dasselbe. Archiv. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 3, 1867.
21. Hochstetter, F., Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische. Morphol. Jahrb., Bd. 13, 1888.
22. Hyrtl, Ueber das Verhalten der Leberarterie zur Pfortader bei Amphibien und Fischen. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Cl., Bd. 49, Abthl. I, 1864.
23. Jones, C. H., On the structure and development of the liver. Philos. Transact. of the royal Soc. London. For the year 1849. Pt. 1, 1849.
24. Klaatsch, H., Zur Morphologie der Mesenterialbildungen am Darmcanal der

Wirbelthiere. I. Theil: Amphibien und Reptilien. Morphol. Jahrb., Bd. 18, 1892.

25. Kupffer, C., Ueber Differenzirung des Protoplasma an den Zellen thierischer Gewebe. Schriften d. naturwissensch. Vereins f. Schleswig-Holstein, Bd. 1 Kiel 1875.
26. Derselbe, Ueber Sternzellen der Leber. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 12 1876.
27. Derselbe, Ueber den Nachweis der Gallenkapillaren und specifischer Fasern in den Leberläppchen durch Färbung. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Phys. München, Bd. 5, 1889. (München 1890.)
28. Derselbe, Ueber Sternzellen der Leber. Verhandl. der anat. Gesellsch. auf der 12. Versamml. in Kiel 1898.
29. Lahousse, E., Contribution à l'étude des modifications morphologiques de la cellule hépatique pendant la sécrétion. Archiv d. biolog., T. 7, 1887.
30. Derselbe, Recherches expérimentales sur l'influence excercée sur la structure du foie par la ligature du canal cholédoque. Archiv d. biolog., T. 7, 1887.
31. Langley, J., Preliminary account of the structure of the cells of the liver, and the changes wich take place in them under various conditions. Proceed. of the Royal soc. of London, Vol. 34, 1882/83.
32. Derselbe, On variations in the amount and distribution of fat in the liver-cells of the frog. Proc. of the R. soc. of London, Vol. 39, 1886.
33. Leonard, A., Der Einfluss der Jahreszeit auf die Leberzellen von Rana temporaria. Archiv f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abthl., Supplement 1887.
34. Löwit, M., Beiträge zur Lehre vom Icterus. Erste Mittheilung. Ueber die Bildung des Gallenfarbstoffes in der Froschleber. Beiträge z. path. Anat. u. z. allgem. Pathol., Bd. 4, 1889.
35. Luchsinger, B., Experimentelle und kritische Beiträge zur Physiologie und Pathologie des Glycogens. Inaug.-Diss., Zürich 1875.
36. Marquis, C., Das Knochenmark der Amphibien in den verschiedenen Jahreszeiten. Inaug.-Diss., Dorpat 1892.
37. Mayer, S., Bemerkungen über die sogenannten Sternzellen der Leber und die Structur der capillaren Blutgefässe. Anat. Anz., Bd. 16, 1899.
38. Monti, R.: siehe „Pancreas", Nr. 14.
39. Neumann, E., Hämatologische Studien. 1. Ueber die Blutbildung von Fröschen. Virchow's Archiv, Bd. 143, 1896.
40. Nussbaum, M., Ueber die Niere der Wirbelthiere. Sitzungsber. d. niederrheinischen Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde in Bonn 1878.
41. Oppel, A., Beiträge zur Anatomie des Proteus anguineus. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 34, 1889.
42. Derselbe: siehe „Apparatus intestinalis, mehrere Abschnitte", Nr. 6.
43. Ponfick, E., Studien über die Schicksale körniger Farbstoffe im Organismus. Virchow's Archiv, Bd. 48, 1869.
44. Remak, R., Ueber runde Blutgerinnsel und über pigmentkugelhaltige Zellen. Archiv f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med. 1852.
45. Retzius, G., Weiteres über die Gallencapillaren und den Drüsenbau der Leber. Biolog. Untersuchungen, N. F., Bd. 4, 1892.
46. Derselbe, Ueber die Gallenkapillaren. Biolog. Untersuchungen, N. F., Bd. 8, 1898.
47. Rothe, P., Ueber die Sternzellen der Leber. Inaug.-Diss., München 1882.
48. Shore, T., Notes on the origin of the liver. The Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 25, 1891. (N. S., Vol. 5.)
49. Shore, F., and Jones, H., On the structure of the vertebrate liver. Journ. of Physiol., Vol. 10, 1889.

50. Siebel, W., Ueber das Schicksal von Fremdkörpern in der Blutbahn. Virchow's Archiv, Bd. 104, 1886.
51. Stern, H., Beiträge zur Pathologie der Leber und des Icterus. I. Ueber die normale Bildungsstätte des Gallenfarbstoffes. Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol., Bd. 19, 1885.
52. Stolnikow, Vorgänge in den Leberzellen, insbesondere bei der Phosphorvergiftung. Archiv f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abthl. 1887, Suppl.
53. Weber, C. H., Ueber die periodische Farbenveränderung, welche die Leber der Hühner und der Frösche erleidet. Bericht über die Verhandl. d. Königl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. zu Leipzig. Math.-phys. Cl. 1850.
54. Weysse, A.: siehe „Apparatus intestinalis, mehrere Abschnitte", Nr. 10.

Milz.

1. Billroth, Th., Beiträge zur vergleichenden Histologie der Milz. Archiv f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med. 1857.
2. Derselbe, Neue Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Milz. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 11, 1862. (Heft 3, ausgegeben am 23. Dec. 1861.)
3. Bizzozero, J., Ueber die Bildung der rothen Blutkörperchen. Virchow's Archiv, Bd. 95, 1884.
4. Bizzozero, G., und Torre, A., Ueber die Bildung der rothen Blutkörperchen bei den niederen Wirbelthieren. Centralbl. f. d. med. Wissenschaft., 20. Jahrg., 1882.
5. Dieselben, Ueber die Entstehung der rothen Blutkörperchen bei den verschiedenen Wirbelthierclassen. Virchow's Archiv, Bd. 95, 1884.
6. Choronschitzky, B., Die Entstehung der Milz, Leber, Gallenblase, Bauchspeicheldrüse und des Pfortadersystems bei den verschiedenen Abtheilungen der Wirbelthiere. Merkel und Bonnet, Anat. Hefte, Bd. 13, 1899.
7. Cohnheim, J., Ueber die Contractilität der Zellen der Milzpulpe. Virchow's Archiv, Bd. 33, 1865.
8. Cuénot, L., Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. Première partie: Vertébrés. Archiv d. Zoolog. expérimentale et générale, II. sér., Bd. 7, 1889.
9. Ecker, A., Ueber die Veränderungen, welche die Blutkörperchen in der Milz erleiden. Zeitschr. f. ration. Med., Bd. 6, 1847.
10. Derselbe, Blutgefässdrüsen. Wagner's Handwörterbuch d. Physiol., Bd. 4, 1853.
11. Feuerstack, W., Die Entwickelung der rothen Blutkörperchen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. 38, 1883.
12. Frey, H.: siehe „Eingeweidelehre im Allgemeinen", Nr. 3.
13. Gaule: siehe „Pancreas", Nr. 6.
14. Gray, H., On the structure and use of the spleen. London 1854. (Unzugänglich.)
15. Grohe, F., Beiträge zur pathologischen Anatomie und Physiologie. I. Zur Geschichte der Melanämie nebst Bemerkungen über den normalen Bau der Milz und Lymphdrüsen. Virchow's Archiv, Bd. 20, 1861.
16. Hoyer, H. (sen.), Ueber Injection der Milzgefässe. Internationale Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 4, 1887.
17. Hoyer, H. (jun.), Ueber den feineren Bau der Milz von Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln. Inaug.-Diss., Strassburg 1892.
18. Derselbe, Ueber den Bau der Milz. Morphol. Arbeiten, herausgegeben von Schwalbe, Bd. 3, 1894.
19. Klaatsch, H.: siehe „Leber", Nr. 24.

20. Kölliker, A., Ueber den Bau und die Verrichtungen der Milz. Mittheil. d. naturf. Gesellsch. in Zürich, Bd. 1, 1849. (Sitzung vom 17. Mai 1847.)
21. Derselbe: siehe „Eingeweidelehre im Allgemeinen", Nr. 5 u. 6.
22. Kraatz, A., Zur Entstehung der Milz. Inaug.-Diss., Marburg 1897.
23. Kusnezoff, A., Ueber Blutkörperchen haltige Zellen der Milz. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Mathem.-naturw. Cl., Bd. 67, 3. Abthl., 1873.
24. Landis, J., Beiträge zur Lehre über die Verrichtungen der Milz. Inaug.-Diss., Zürich 1847.
25. Leonard, A.: siehe „Leber", Nr. 33.
26. Leydig, F.: siehe „Eingeweidelehre im Allgemeinen", Nr. 9.
27. Maurer, F., Die erste Anlage der Milz und das erste Auftreten von lymphatischen Zellen bei Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. 16, 1890.
28. Müller, W., Ueber den feineren Bau der Milz. Leipzig u. Heidelberg 1865.
29. Derselbe, Milz. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Theil I, 1871.
30. Oesterlen, Beiträge zur Physiologie des gesunden und kranken Organismus. Jena 1843. (Unzugänglich.)
31. Phisalix, C., Recherches sur l'anatomie et la physiologie de la rate chez ichthyopsides. Arch. d. zool. expérim. et génér. 2ème série, T. 3, 1885.
32. Ponfick, E.: siehe „Leber", Nr. 43.
33. Reich, C., Ueber die Entstehung des Milzpigments. Virchow's Archiv, Bd. 160, 1900.
34. Remak, R., Ueber die sogenannten Blutkörperchen haltigen Zellen. Archiv f. Anat., Phys. u. wissensch. Med., Jahrg. 1851.
35. Derselbe, Ueber runde Blutgerinnsel und über pigmentkugelhaltige Zellen. Archiv f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1852.
36. Schweigger-Seidel, F., Disquisitiones de liene. Habil. Schrift. Halis 1861.
37. Derselbe, Untersuchungen über die Milz. Erste Abtheilung. Virchow's Archiv, Bd. 23, 1862. Zweite Abtheilung. Ebenda, Bd. 27, 1863.
38. Siebel, W.: siehe „Leber", Nr. 50.
39. Stieda, L., Ueber das Capillarsystem der Milz. Habil. Schrift. Dorpat 1862.
40. Derselbe, Zur Histologie der Milz. Virchow's Archiv, Bd. 24, 1862.
41. Stoff, O., und Hasse, S., Einige Notizen über die Circulationsverhältnisse der Milz. Centralbl. f. d. med. Wissensch., 10. Jahrg., 1872.
42. Virchow, R., Milzpigment und Blutkörperchen haltige Zellen. Virchow's Archiv, Bd. 160, 1900.
43. Whiting, A., On the comparative histology and physiology of the spleen. Trans. of the Royal. Soc. of Edinburgh, Vol. 38, 1897.
44. Woit, O., Zur Entwickelung der Milz. Anat. Hefte. Bd. 9, 1897.

Respirationsapparat.

1. Arnold, J., Vorläufige Mittheilung über das Epithel der Lungenalveolen. Virchow's Archiv, Bd. 27, 1863.
2. Derselbe, Zur Histologie der Lunge. Virchow's Archiv, Bd. 28, 1863.
3. Bert, P., Des mouvements respiratoires chez les Batraciens et les Reptiles. Journal d. l'Anat. et d. la Physiol., Année 6, 1869.
4. Derselbe, Leçons sur la physiologie comparée de la respiration. Paris 1870.
5. Brémond, Expériences sur la respiration. Histoire de l'Académie royale des sciences. Année 1739. Paris 1741.
6. Camerano, L., Ricerche anatomo-fisiologiche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni. Atti R. Accad. scienze d. Torino, T. 29, 1894. (Recherches

anatomo-physiologiques sur les Salamandres normalement privées de poumons. Archiv ital. de Biologie, Bd. 21, 1894.)

7. Camerano, L., Nuove ricerche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni e intorno alla respirazione negli Anfibi urodeli. Anat. Anz., Bd. 12, 1896.
8. Contejean, Ch., Sur l'innervation de l'estomac chez les Batraciens. C. R. hebd. Acad. d. scienc. Paris, T. 113, 1891.
9. Cuccati, G., Sopra il distribuimento e la terminazione delle fibre nervee nei polmoni della rana temporaria. Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys., Bd. 5, 1888.
10. Dubois, E., Zur Morphologie des Larynx. Anat. Anz., Bd. 1, 1886.
11. Dugès, A., Recherches sur l'ostéologie et la myologie des batraciens à leurs différens âges. Mém. prés. par div. savans à l'Acad. royale des scienc. de l'Institut de France. Sc. math. et phys., T. 6, 1835.
12. Eberth, C. J., Der Streit über das Epithel der Lungenbläschen. Virchow's Archiv, Bd. 24, 1862.
13. Derselbe, Ueber den feineren Bau der Lunge. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 12, 1863.
14. Derselbe, Zu den Controversen über das Lungenepithel. Würzburg. naturwissenschaftl. Zeitschr., Bd. 5, 1864.
15. Egorow, W., Ueber die Nerven der Lunge. Centralbl. f. d. med. Wissensch., Jahrg. 17, 1879.
16. Elenz, E., Ueber das Lungenepithel. Würzburg. naturwissensch. Zeitschr., Bd. 5, 1864.
17. Fischer, J. G., Anatomische Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg 1864.
18. Gaupp, E., Zur Lehre von dem Atmungsmechanismus beim Frosch. Archiv f. Anat. u. Phys., Anat. Abthl., 1896.
19. Gegenbaur, C., Die Epiglottis. Eine vergleichend-anatomische Studie. Leipzig 1892.
20. Goeppert, E., Ueber die Herkunft des Wrisberg'schen Knorpels. Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Säugethierkehlkopfes. Morph. Jahrb., Bd. 21, 1894.
21. Derselbe, Die Kehlkopfmuskulatur der Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. 22, 1895.
22. Derselbe, Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. 26, 1898.
23. Haro, Mémoire sur la respiration des Grenouilles, des Salamandres et des Tortues. Ann. scienc. nat., Ser. II, T. 13. Zool. Paris 1842.
24. Heinemann, C., Ueber den Respirationsmechanismus der Rana esculenta und die Störungen desselben nach Durchschneidung der Nervi vagi. Virchow's Archiv, Bd. 22, 1861.
25. Derselbe, Ueber die Athembewegung der Reptilien. Pflüger's Archiv f. d. ges. Phys., Bd. 15, 1877.
26. Derselbe, Ueber nicht der Lungenrespiration dienende sogenannte „oscillatorische" Kehlbewegungen bei Amphibien, Reptilien und Vögeln. Pflüger's Archiv f. d. ges. Phys., Bd. 34, 1884.
27. Henle, J., Vergleichend-anatomische Beschreibung des Kehlkopfes mit besonderer Berücksichtigung des Kehlkopfes der Reptilien. Leipzig 1839.
28. Herhold, Sur la manière de respirer des Grenouilles. Bull. soc. philomat. Paris. Ann. 7, T. 2, 1800—1802. (Unzugänglich.)
29. Hoffmann, Th., Die Lungen-Lymphgefässe der Rana temporaria. Inaug.-Diss., Dorpat 1875.
30. Howes, G. B., On a hitherto unrecognized feature in the larynx of the Anurous Amphibia. Proc. Zool. Soc., London 1887.

31. Kandarazki, M., Ueber die Nerven der Respirationswege. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abthl. 1881.
32. Kölliker, A., Beiträge zur Kenntniss der glatten Muskeln. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 1, 1849.
33. Derselbe: siehe „Eingeweidelehre im Allgemeinen", Nr. 7.
34. Küttner, Beitrag zu den Kreislaufsverhältnissen der Froschlunge. Virchow's Archiv, Bd. 61, 1874.
35. Laurenti, Synopsis Reptilium. Viennae 1768. (Unzugänglich.)
36. Leydig, F.: siehe „Eingeweidelehre im Allgemeinen", Nr. 9.
37. Lönnberg, E., Notes on tailed Batrachians without lungs. Zoolog. Anz., Bd. 19, 1896.
38. Märtens, M., Die Entwickelung des Knorpelgerüstes im Kehlkopf von Rana temporaria. Inaug.-Diss., Göttingen 1895.
39. Derselbe, Die Entwickelung der Kehlkopfknorpel bei einigen unserer einheimischen anuren Amphibien. Anatom. Hefte, herausgegeben von Merkel u. Bonnet, Bd. 9, 1897.
40. Malpighi, Opera posthuma. Londini 1697.
41. Marcacci, A.: siehe „Cavum oro-pharyngeale", Nr. 17.
42. Derselbe, Les rapports des organes de la respiration et de la natation chez les Pulmonés aquatiques. Arch. ital. biologie, T. 22, 1894.
43. Martin, H. N., The normal respiratory movements of the frog, and the influence upon its respiratory centre of stimulation of the optic lobes. The Journ. of Physiol., Vol. 1, 1878—1879.
44. Martin-St.-Ange, J. G., Recherches anatomiques et physiologiques sur les organes transitoires et la métamorphose des Batraciens. Ann. scienc. nat. T. 24, 1831.
45. Meckel, J. F., Ueber das Respirationssystem der Reptilien. Deutsch. Arch. f. d. Physiol., Bd. 4, 1818.
46. Miller, W. S., The structure of the lung. Journ. of Morphol., Vol. 8, 1893.
47. Milne-Edwards, H., Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. Paris 1857—1865.
48. Mondio, G., Contributo allo studio delle terminazioni nervose nei polmoni dei Batraci anuri mercè la vitale colorazione del Blù di Metiline. Giorn. Assoc. Med. Natur. Nap., Vol. 2, 1891. (Unzugänglich.)
49. Morgagni, Adversaria anatomica. V, 1706—1719. Animadversio 29.
50. Mudge, G. P., An interesting case of connection between the lungs and systemic circulatory system and of an abnormal hepatic blood supply in a frog (Rana temporaria). Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 33. N. S. Vol. 13, 1898.
51. Panizza, Observations zootomico-physiologiques sur la respiration chez les grenouilles, les salamandres et les tortues. Ann. scienc. natur 3e sér., T. 3, Zool. 1845.
52. Robin, Ch.: siehe die im II. Theil (Lymphgefässsystem) angeführten Arbeiten dieses Autors.
53. Sanderson, B., Handbook for the physiological laboratory. London 1873.
54. Schulze, F. E.: siehe „Apparatus intestinalis, mehrere Abschnitte", Nr. 9.
55. Derselbe, Die Lungen. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben, Bd. 1, Leipzig 1871.
56. Seydel, O., Die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Amphibien. Morphol. Jahrb., Bd. 23, 1895.
57. Derselbe, Ueber die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Land- und Sumpfschildkröten. Festschrift zum 70. Geburtstage von C. Gegenbaur, Bd. 2, 1896.

58. Smirnow, A., Ueber Nervenendknäuel in der Froschlunge. Anatom. Anz., Jahrg. 3, 1888.
59. Stirling, W., On the nerves of the frog's lung. Proc. R. Soc. London, Vol. 34, 1882/83.
60. Stratenberg, G., Ueber einige Beobachtungen an Froschlungen. Inaug.-Diss., Kiel 1896.
61. Swammerdam, Tractatus physico-anatomico-medicus de respiratione usuque pulmonum etc. Lugduni Batav. 1679. Ed. alt. 1738.
62. Townson, R., Observationes physiologicae de Amphibiis. Pars prima de respiratione, Goett. 1794. Part. prim. de respiratione continuatio, Goett. 1795.
63. Vicq-d'Azyr, Mémoire sur la voix. Oeuvres de Vicq-d'Azyr, T. 4, Paris 1805.
64. Warren, E., A further note on a variation in Rana temporaria. Anatom. Anz., Bd. 18, 1900.
65. Watson, Abnormality in the arterial system of the Frog. Zoolog. Anz., Bd. 19, 1896.
66. Wedenskii, N., Ueber die Athmung des Frosches (Rana temporaria). Pflüger's Archiv f. d. ges. Phys., Bd. 25, 1881.
67. Wilder, H. H., Studies in the phylogenesis of the larynx. Anatom. Anz., Bd. 7, 1892.
68. Derselbe, Lungenlose Salamandriden. Anatom. Anz., Bd. 9, 1894.
69. Derselbe, Lungless Salamanders. Anatom. Anz., Bd. 12, 1896.
70. Derselbe, The Amphibian larynx. Zoolog. Jahrbücher, Abthl. f. Anat. u. Ontog. d. Thiere, Bd. 9, 1896.
71. Williams, Th., Respiration. Todd's Cyclopaedia of anatomy and physiology, Pt. 45 u. 46, 1855.

Schilddrüse und Kiemenderivate.

1. Abelous, J. E., et Billard, Recherches sur les fonctions du thymus chez la grenouille. Arch. d. physiol. norm. et patholog. Année 28, Ser. 5, T. 8, 1896.
2. Afanassiew, B., Weitere Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Thymus und der Winterschlafdrüse der Säugethiere. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 14, 1877.
3. Baber, E. C., Researches on the minute structure of the thyroid gland. Philos. Transac. of the Royal. Soc. of London. For the year 1881, Vol. 172. Pt. 3 (1882).
4. Bemmelen, J. F. van, Ueber die Suprapericardialkörper. Anatom. Anz., Jahrg. 4, 1889.
5. Bolau, H., Glandula thyreoida und Glandula Thymus der Amphibien. Zool. Jahrb., Abthl. f. Anat. u. Ontog. d. Thiere, Bd. 12, 1899.
6. Bozzi, C., Untersuchungen über die Schilddrüse. Ziegler's Beiträge zur pathol. Anat. und zur allgem. Pathol., Bd. 18, 1895.
7. Carus, C., Lehrbuch der Zootomie. Leipzig 1818.
8. Cuénot, L., Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. I. partie: Vertébrés. Arch. d. zoolog. expériment. et générale. II. série, T. 7, 1889.
9. Ebner, v.: siehe „Eingeweidelehre im Allgemeinen", Nr. 2.
10. Ecker, A., Blutgefässdrüsen. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 4, 1853.
11. Fleischl, E., Ueber den Bau der sogenannten Schilddrüse des Frosches.

Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Mathem.-naturw. Cl., Bd. 57, I. Abthl., 1868.
12. Fleischl, E., Ueber den Bau einiger sogenannter Drüsen ohne Ausführungsgänge. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Mathem.-naturw. Cl., Bd. 60, II. Abthl. (Jahrg. 1869). Wien 1870.
13. Goette, A.: siehe „Eingeweidelehre im Allgemeinen", Nr. 4.
14. Huschke, E., Ueber die Umbildung des Darmcanals und der Kiemen der Froschquappen. Isis von Oken, Jahrg. 1826, 1. Bd.
15. Derselbe, Ueber die Kiemenbögen und Kiemengefässe beim bebrüteten Hühnchen. Isis von Oken, Bd. 20, 1827.
16. Derselbe, Ueber die Carotidendrüse einiger Amphibien. Zeitschr. f. Physiol. In Verbindung mit mehreren Gelehrten herausgegeben von Friedrich Tiedemann, Gottfr. Reinh. Treviranus und Ludolph Christian Treviranus, Bd. 4, 1831.
17. Kohn, A., Berichtigung, die Schilddrüse des Frosches betreffend. Anatom. Anz., Bd. 11, 1895.
18. Derselbe, Ueber den Bau und die Entwickelung der sogenannten Carotisdrüse. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 56, 1900.
19. Leydig, F., Ueber die thyreoidea und thymus einiger Batrachier. Frorieps Tagesber. über d. Fortschr. in d. Natur- und Heilkunde, Abthl. f. Zool. u. Paläontolog., Bd. 2, 1852.
20. Derselbe: siehe „Eingeweidelehre im Allgemeinen", Nr. 9.
21. Maurer, F.: siehe „Entwickelung des Kopfdarmes", Nr. 6.
22. Derselbe: siehe „Entwickelung des Kopfdarmes", Nr. 7.
23. Derselbe, Schilddrüse, Thymus und sonstige Schlundspaltenderivate bei Echidna und ihre Beziehungen zu den gleichen Organen bei anderen Wirbelthieren. Semon, zoolog. Forschungsreisen, Bd. 3 (Jenaische Denkschriften, Bd. 6), 1899.
24. Mayer, S., Einige Bemerkungen zur Lehre von der Rückbildung quergestreifter Muskelfasern. Zeitschr. f. Heilkunde, Bd. 8, Prag 1887.
25. Derselbe, Zur Lehre von der Schilddrüse und Thymus bei den Amphibien. Anat. Anz., 3. Jahrg., 1888.
26. de Meuron, P., Recherches sur le développement du thymus et de la glande thyroïde. Diss., Genève 1886. (Recueil zoologique Suisse, T. 3.)
27. Müller, W., Ueber die Entwickelung der Schilddrüse. (Beobachtungen des patholog. Inst. zu Jena. Specieller Theil. Erste Reihe, Nr. 4.) Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw., Bd. 6, 1871.
28. Schaffer, J., Ueber den feineren Bau der Thymus und deren Beziehungen zur Blutbildung. (Vorläufige Mittheilung.) Sitzungber. d. K. Akademie d. Wissensch. Wien. Mathem.-naturw. Cl., Bd. 102, Abthl. III, 1893.
29. Simon, J., On the comparative anatomy of the thyroid gland. Pilos. Trans. of the R. Soc. London. F. the year 1844, Pt. 2, 1844.
30. Derselbe, A physiological essay on the Thymus gland. London 1845.
31. Spemann, H.: siehe „Entwickelung des Kopfdarmes", Nr. 16.
32. Toldt, C., Ueber lymphoide Organe der Amphibien. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Mathem.-naturw. Cl., Bd. 58, Abthl. II, 1868.
33. Treupel, G., Stoffwechseluntersuchung bei einem mit „Jodothyrin" (Thyrojodin) behandelten Falle von Myxoedem und Mittheilung einiger Thierversuche mit Jodothyrin (Thyrojodin). Münchener med. Wochenschr., Jahrg. 43, 1896.
34. Treviranus, G. R., Bemerkungen über das Nervensystem des Frosches und über einige bisher unbeachtete Theile dieses Thieres. Vermischte Schriften anatom. und physiol. Inhalts. Von G. R. und L. C. Treviranus. Bd. 1, Göttingen 1816.

35. Ver Eecke, A., Structure et modifications functionnelles du thymus de la grenouille. Bull. Acad. R. Méd. Belgique, 1899.
36. Watney, H., The minute anatomy of the Thymus. Philos. Trans. R. Soc. London, Bd. 173, Pt. III. For the year 1882.
37. Zimmermann, W., Ueber die Carotidendrüse von Rana esculenta. Inaug.-Diss., Berlin 1887.

Apparatus urogenitalis.

(Arbeiten, die sich auf das ganze Urogenitalsystem erstrecken. Allgemeine, Morphologie und Entwickelung der Niere und der ableitenden Wege des Urogenitalsystems. Bau und Function der Niere und des Ductus deferens.)

1. Adami, J. G., On the nature of glomerulus activity in the kidney. The Journal of Physiology, Vol. 6, 1885.
2. Balbiani, G., Leçons sur la génération des Vertébrés. Recueillies par le Dr. F. Henneguy, revues par le professeur. Paris 1879.
3. Balfour, F. M., On the origin and history of the urinogenital organs of Vertebrates. The Journal of Anatomy and Physiology, Vol. 10, 1876.
4. Beissner, H., Der Bau der samenableitenden Wege bei Rana fusca und Rana esculenta. Archiv f. mikr. Anatomie u. Entwickelungsgesch., Bd. 53, 1898.
5. Bidder, F. H., Vergleichend-anatomische und histologische Untersuchungen über die männlichen Geschlechts- und Harnwerkzeuge der nackten Amphibien. Dorpat 1846.
6. Bischoff, Th. L. W., Bericht über die Fortschritte der Physiologie im Jahre 1842. Müller's Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1843. (Bericht über die Arbeit von Bowman.)
7. Bles, E. J., On the communication between peritoneal cavity and renal veins through the nephrostomial tubules in the frog (R. temporaria). Proc. Cambridge Philos. Society, Vol. 9, 1896.
8. Derselbe, On the openings in the wall of the body cavity of Vertebrates. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 62, 1897.
9. Bowman, W., On the structure and use of the Malpighian bodies of the kidney, with observations on the circulation through that gland. Phil. Trans. Roy. Soc. London. For the year 1842, Pt. I, London 1842.
10. Carus, J. V., Ueber die Malpighi'schen Körper der Niere. Zeitschr. f. wiss. Zoöl., Bd. 2, 1850.
11. Disselhorst, R., Der Harnleiter der Wirbelthiere. Anatomische Hefte (Merkel u. Bonnet), Bd. 4, 1894.
12. Derselbe, Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbelthiere, mit besonderer Berücksichtigung des Menschen. Wiesbaden 1897.
13. Drasch, O., Ueber das Vorkommen zweierlei verschiedener Gefässknäuel in der Niere. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Mathem.-naturw. Cl., Bd. 76, Abthl. III, Jahrg. 1877, Wien 1878.
14. Duncan, J., Ueber die Malpighi'schen Knäuel in der Froschniere. Sitzungsberichte d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Mathem.-naturw. Cl., Bd. 56, Abthl. II, Jahrg. 1867.
15. Duval, M., Sur le développement de l'appareil génito-urinaire chez le Grenouille. Revue des scienc. natur. 3e sér., T. I. Montpellier et Paris 1882. (Unzugänglich.)
16. Duvernoy, G. L., Fragments sur les organes génito-urinaires des Reptiles et leurs produits. Mém. prés. par divers savants à l'Acad. de sciences de l'Institut national de France. Scienc. mathém. et physiques, T. 11, 1851.

17. Ebner, v.: siehe „Eingeweidelehre im Allgemeinen“, Nr. 2.
18. Engelmann, Th., Zur Physiologie des Ureter. Pflüger's Archiv f. d. ges. Phys., Jahrg. 2, 1869.
19. Field, H. H., The development of the pronephros and segmental duct in Amphibia. Bull. Mus. Comp. Zool., Vol. 21, 1891.
20. Frankl, O., Die Ausfuhrwege der Harnsamenniere des Frosches. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 63, 1897.
21. Derselbe, Bemerkung zu M. Nussbaum's Notiz über meinen Aufsatz: „Die Ausfuhrwege der Harnsamenniere des Frosches“. Arch. f. mikrosk. Anatomie u. Entwickelungsgesch., Bd. 51, 1898.
22. Fürbringer, M., Zur Entwickelung der Amphibienniere. Heidelberg 1877.
23. Derselbe, Zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten. Morphol. Jahrb., Bd. 4, 1878.
24. Gasser, Zur Entwickelung von Alytes obstetricans. Sitzungsber. Marburger Naturf. Gesellsch. 1882.
25. Gerlach, J., Beiträge zur Structurlehre der Niere. Archiv f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1845.
26. Heidenhain, R., Mikroskopische Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Nieren. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 10, 1874.
27. Henle, J., Zur Anatomie der Niere. Abhandl. d. Kgl. Gesellsch. d. Wissenschaften, Göttingen, Bd. 10, 1862.
28. Hoffmann, C. K., Zur Entwickelungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 44, 1886.
29. Hüfner, C., Zur vergleichenden Anatomie und Physiologie der Harncanälchen. Inaug.-Dissert., Leipzig 1866.
30. Hyrtl, Ueber die Injectionen der Wirbelthiernieren und deren Ergebnisse. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Mathem.-naturw. Cl., Bd. 47, Abthl. I, 1863.
31. Jungersen, H., Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen. Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Institut Würzburg, Bd. 9, 1889.
32. Derselbe, Om Udviklingen af den Müllerske Gang (Aeggelederen) hos Padderne. Vidensk. Meddel. fra den naturhist. Forening i Kjöbenhavn 1892.
33. Kölliker, A.: siehe „Eingeweidelehre im Allgemeinen“, Nr. 6.
34. Lereboullet, A., Recherches sur l'Anatomie des organes génitaux des animaux vertébrés. Nova Acta Acad. Caes. Leopold.-Carol. nat. cur., T. 23, Pt. I, 1851.
35. Leydig, F.: siehe „Eingeweidelehre im Allgemeinen“, Nr. 9 u. 11.
36. Ludwig, C., Von der Niere. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben, Bd. 1, 1871.
37. Mac Bride, E. W., The development of the oviduct in the frog. Quart. Journ. microsc. science. N. S. Vol. 33, 1892.
38. Marcusen, J., Résumé d'un travail sur le développement des parties génitales et uropoïétiques chez les Batraciens. Gaz. méd. Paris 21e année, 3e sér. T. 6, 1851.
39. Derselbe, Ueber die Entwickelung des Geschlechts- und Harnapparates bei den Batrachiern. Froriep's Tagesberichte über die Fortschr. d. Natur- und Heilkunde. Abthl. f. Zool. u. Palaeont., Bd. 2, 1852.
40. Marshall, A. M., and Bles, E. J., The development of the kidneys and fatbodies in the frog. Stud. from the biolog. Laborat. of the Owens College, Vol. 2, 1890.
41. Mecznikow, E., Zur vergleichenden Histologie der Niere. Vorgelegt von

J. Henle. Nachrichten v. d. K. Ges. d. Wissensch. u. d. Georg-Augusts-Universität. Aus dem Jahre 1866.
42. Meyer, Fr., Beitrag zur Anatomie des Urogenitalsystems der Selachier und Amphibien. Sitzungsber. d. Naturf. Ges. Leipzig, Jahrg. 2, 1875.
43. Mollier, S., Ueber die Entstehung des Vornierensystems bei Amphibien. Archiv f. Anat. u. Phys. Anat. Abthl. 1890.
44. Müller, J., Ueber die Wolff'schen Körper bei den Embryonen der Frösche und Kröten. Archiv f. Anat. u. Phys. 1829.
45. Derselbe, Bildungsgeschichte der Genitalien etc. Düsseldorf 1830.
46. Müller, W., Ueber des Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch., N. F., Bd. 9, 1875.
47. Nussbaum, M., Ueber die Endigung der Wimpertrichter in der Anurenniere. Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde, Bonn 1877 (a).
48. Derselbe, Ueber die Secretion der Niere und über die Verbindung der Samen und Harn bereitenden Drüsenschläuche in der Niere der Batrachier. Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde, Bonn 1877 (b).
49. Derselbe, Ueber die Niere der Wirbelthiere. Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde, Bonn 1878 (a).
50. Derselbe, Ueber die Secretion der Niere. Pflüger's Archiv f. ges. Phys., Bd. 16, 1878 (b).
51. Derselbe, Fortgesetzte Untersuchungen über die Secretion der Niere. Pflüger's Archiv f. d. ges. Phys., Bd. 17, 1878 (c).
52. Derselbe, Ueber die Differenzirung der Geschlechter. Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde, Bonn 1878 (d).
53. Derselbe, Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 18, 1880 (a).
54. Derselbe, Ueber die Entwickelung der samenableitenden Wege bei den Anuren. Zoolog. Anz., Bd. 3, 1880 (b).
55. Derselbe, Ueber die Endigung der Wimpertrichter in der Niere der Anuren. Zoolog. Anz., Bd. 3, 1880 (c).
56. Derselbe, Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. Fünfte Mitthl. Zur Kenntniss der Nierenorgane. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 27, 1886 (a).
57. Derselbe, Ueber die Secretion der Niere. Anat. Anz., Bd. 1, 1886 (b).
58. Derselbe, Der Geschlechtstheil der Froschniere. Zoolog. Anz., Bd. 20, 1897.
59. Derselbe, Notiz zu dem Aufsatze O. Frankl's: Die Ausfuhrwege der Harnsamenniere des Frosches. Archiv f. mikrosk. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 51, 1898.
60. Perényi, J. v., Die ectoblastische Anlage des Urogenitalsystems bei Rana esculenta und Lacerta viridis. Vorläufige Mittheilung. Zoolog. Anz., Bd. 10, 1887.
61. Rathke, H., Ueber die Entstehung und Entwickelung der Geschlechtstheile bei den Urodelen. (Beiträge zur Geschichte der Thierwelt, 1. Abthl.) Neueste Schriften der Naturforschenden Ges. zu Danzig, Bd. 1, 1820.
62. Derselbe, Beobachtungen und Betrachtungen über die Geschlechtswerkzeuge bei den Wirbelthieren. (Beiträge zur Geschichte der Thierwelt, 3. Abthl.) Neueste Schriften der Naturforschenden Ges. zu Danzig, Bd. 1, Heft 4, 1825.
63. Reichert, K. B., Bericht über die Fortschritte der mikroskopischen Anatomie im Jahre 1842. Müller's Archiv f. Anat., Phys. u. wissensch. Med., Jahrg. 1843. (Bericht über die Arbeiten von Bowman, mit Anfügung eigener Beobachtungen.)
64. Roth, M., Untersuchungen über die Drüsensubstanz der Niere. Schweizerische Zeitschr. f. Heilkunde, Bd. 3, 1864.
65. Rückert, J., Ueber die Entstehung des Vornierensystems bei Triton, Rana

und Bufo. Sitzungsber. Ges. Morphol. u. Physiol. München, Bd. 5, 1889. (München 1890.)
66. Rückert, J., Entwickelung der Excretionsorgane. Merkel u. Bonnet, Ergebnisse der Anatomie u. Entwickelungsgesch., Bd. 1, 1891. (Wiesbaden 1892.)
67. Sauer, H., Neue Untersuchungen über das Nierenepithel und sein Verhalten bei der Harnabsonderung. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 46, 1895.
68. Schneider, A., Ueber die Müller'schen Gänge der Urodelen und Anuren. Centralbl. f. d. med. Wissensch., 14. Jahrg., 1876.
69. Selenka, E., Der embryonale Excretionsapparat des kiemenlosen Hylodes martinicensis. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Berlin, 1882.
70. Semon, R., Ueber die morphologische Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältniss zur Vorniere und Nebenniere und über ihre Verbindung mit dem Genitalsystem. Anat. Anz., Bd. 5, 1890.
71. Derselbe, Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., N. F., Bd. 19, 1891.
72. Semper, C., Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für die übrigen Wirbelthiere. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Inst. Würzburg, Bd. 2, 1875.
73. Solger, B., Beiträge zur Kenntniss der Niere und besonders der Nierenpigmente niederer Wirbelthiere. Abhandl. Naturf. Ges. Halle, Bd. 15, 1882.
74. Derselbe, Zur Kenntniss der Krokodilierniere und der Nierenfarbstoffe niederer Wirbelthiere. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 41, 1884.
75. Spengel, J. W., Wimpertrichter in der Amphibienniere. Vorläufige Mittheilung. Centralbl. f. d. med. Wissensch., Jahrg. 13, 1875.
76. Derselbe, Die Segmentalorgane der Amphibien. Vorläufige Mittheilung. Verhandl. physik.-med. Gesellsch. Würzburg, N. F., Bd. 10, 1877.
77. Derselbe, Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Bd. 3, 1876.
78. Srdínko, O. V., Bau und Entwickelung der Nebenniere bei Anuren. Anat. Anz., Bd. 18, 1900.
79. Steinach, E., Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane, insbesondere der accessorischen Geschlechtsdrüsen. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 56, 1894.
80. Tarchanoff, J. R., Zur Physiologie des Geschlechtsapparates des Frosches. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 40, 1887.
81. Tornier, O., Ueber Bürstenbesätze an Drüsenepithelien. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 27, 1886.
82. Wichmann, R., Beiträge zur Kenntniss des Baues und der Entwickelung der Nierenorgane der Batrachier. Inaug.-Diss., Bonn 1884.
83. Wilson, G., The development of the Müllerian duct of Amphibians. Trans. R. Soc. Edinburgh, Vol. 38, Pt. III, 1897.
84. Wittich, v., Beiträge zur morphologischen und histologischen Entwickelung der Harn- und Geschlechtswerkzeuge der nackten Amphibien. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 4, 1853.

Harnblase.

1. Arnold, J., Gewebe der organischen Muskeln. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben, Bd. 1, 1871.
2. Arnstein, C., Die Methylenblaufärbung als histologische Methode. Anat. Anz., Bd. 2, 1887.
3. Bernheim, J., Die Innervation der Harnblase beim Frosche und Salamander. Archiv f. Anat. u. Phys., Phys. Abthl. 1892, Suppl.

4. Contejean, Ch., Sur l'innervation de la vessie urinaire chez la Grenouille. Bull. Soc. Philomat. Paris, T. 3, 1891. (Unzugänglich.)
5. Cuccati, G., Nuove osservazioni intorno al distribuimento e alla terminazione delle fibre nervee nella vescica urinaria di alcuni Anfibi, Rettili e Mammiferi. Memorie R. Accad. d. scienze d. Instituto d. Bologna, Ser. 4, T. 9, 1888.
6. Derselbe, Ulteriori ricerche sulle terminazioni dei nervi nella vescica urinaria della rana esculenta e della rana bufo. Boll. Scient. Med. Bologna, Vol. 23, 1889. (Unzugänglich.)
7. Davy, J., Sur les organes urinaires et l'urine de deux espèces d'animaux du genre Rana. (Traduit par M. Anatole-Riffault.) Ann. chimie et de physique, T. 18, 1821.
8. Dugès: siehe „Zunge", Nr. 13.
9. Ebstein, W., Ueber Harnsteine bei Amphibien. Virchow's Archiv, Bd. 158, 1899.
10. Ehrlich, P., Ueber die Methylenblaureaction der lebenden Nervensubstanz. Deutsche med. Wochenschr. 1886.
11. Derselbe, Dasselbe. Biolog. Centralbl., Bd. 6, 1886/87.
12. Exner, S., Ein Versuch über Lähmung und Dehnbarkeit der Blase. Pflüger's Archiv f. d. ges. Phys., Bd. 55, 1894.
13. Field, H. H., Zur Morphologie der Harnblase bei den Amphibien. Morphol. Arbeiten, herausgegeben von G. Schwalbe, Bd. 4, 1893.
14. Gscheidlen, R., Beitrag zur Lehre von der Nervenendigung in den glatten Muskelfasern. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 14, 1877.
15. Grünstein, N., Zur Innervation der Harnblase. Archiv f. mikrosk. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 55, 1900 (Heft 1: 1899).
16. Kalischer, O., Ueber die Nerven der Harnblase, des Uterus und der Vagina. Sitzungsber. d. K. Preuss. Akad. d. Wissensch. Berlin 1894.
17. Klebs, Die Nerven der organischen Muskelfasern. Virchow's Archiv, Bd. 32, 1865.
18. Lavdowsky, M., Die feinere Structur und die Nervenendigungen der Froschharnblase. Archiv f. Anat., Phys. u. wissensch. Med. 1872.
19. List, J., Ueber Becherzellen im Blasenepithel des Frosches. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Mathem.-naturw. Cl., Bd. 89, Abthl. III, 1884.
20. Derselbe, Ueber einzellige Drüsen (Becherzellen) im Blasenepithel der Amphibien. Biolog. Centralbl., Bd. 5, 1885.
21. Derselbe, Ueber den Bau, die Secretion und den Untergang von Drüsenzellen. Biolog. Centralbl., Bd. 5, 1885.
22. Derselbe, Ueber Becherzellen. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 27, 1886.
23. Derselbe, Ueber einzellige Drüsen (Becherzellen) im Blasenepithel der Amphibien. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 29, 1887.
24. Löwit, M., Die Nerven der glatten Muskulatur. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Mathem.-naturw. Cl., Bd. 71, Abthl. III, 1875.
25. Lustig, A., Ueber die Nervenendigung in den glatten Muskelfasern. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Mathem.-naturw. Cl., Bd. 83, Abthl. III, 1881.
26. Derselbe, Ueber die Nervenendigung in den glatten Muskelfasern. (Autoreferat.) Biolog. Centralbl., Bd. 1, 1881/82.
27. Marcusen, J., De ranarum cloaca et vesica urinaria. Diss.-Inaug., Dorpati Liv 1848.
28. Derselbe, Ueber die Cloake und Harnblase der Frösche. Bull. de la classe phys.-math. de l'Acad. impériale des scienc. de St. Pétersbourg, T. 11, 1853.
29. Nicolai, A., Untersuchungen über die Harnwerkzeuge einiger Amphibien. Isis von Oken, Jahrg. 1826, Bd. 1.

30. Oberdieck, G., Ueber Epithel und Drüsen der Harnblase und weiblichen und männlichen Urethra. (Eine von der medicin. Facultät zu Göttingen gekrönte Preisschrift.) Göttingen 1884.
31. Obersteiner, H., Die Harnblase und die Ureteren. Stricker's Handbuch d. Lehre v. d. Geweben, Bd. 1, 1871.
32. Recklinghausen, F. v., Die Lymphgefässe und ihre Beziehung zum Bindegewebe. Berlin 1862.
33. Schiefferdecker, P., Ueber einzellige Drüsen in der Blase der Amphibien. Sitzungsber. Naturforsch. Ges., Rostock 1883.
34. Derselbe, Zur Kenntniss des Baues der Schleimdrüsen. Nachrichten von der Königl. Ges. d. Wissensch., Göttingen 1884.
35. Derselbe, Zur Kenntniss des Baues der Schleimdrüsen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 23, 1884.
36. Tolotschinoff, Ueber das Verhalten der Nerven zu den glatten Muskelfasern der Froschharnblase. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 5, 1869.
37. Waters, W. H.: siehe „Rumpfdarm", Nr. 100.
38. Wolff, W., Die Innervation der glatten Muskulatur. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 20, 1882.
39. Derselbe, Ueber freie sensible Nervenendigungen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 20, 1882.

Nebennieren.

1. Abelous, J., et Langlois, P., Note sur les fonctions des capsules surrénales chez la grenouille. Compt. rend. de la Société de Biologie 1891.
2. Dieselben, La mort des grenouilles après la destruction des capsules surrénales. Compt. rend. de la Société de Biologie 1891.
3. Dieselben, Recherches expérimentales sur les fonctions des capsules surrénales de la grenouille. Arch. d. Physiol. normale et pathologique, 5e série, T. 4 (24. Année), 1892.
4. Dieselben, Sur les fonctions des capsules surrénales. Arch. d. Physiol. normale et pathologique, 5e série, T. 4 (24. Anné), 1892.
5. Dieselben, Note sur l'action toxique de sang des mammifères après la destruction des capsules surrénales. Compt. rend. de la Société de Biologie, 1892.
6. Dieselben, Toxicité de l'éxtrait alcoolique du muscle de grenouilles privées de capsules surrénales. Compt. rend. de la Société de Biologie 1892.
7. Aichel, O., Vergleichende Entwicklungsgeschichte und Stammesgeschichte der Nebennieren. Arch. f. mikrosk. Anatomie u. Entwickelungsgesch., Bd. 56, 1900.
8. Balfour, F., Ueber die Entwickelung und Morphologie der Suprarenalkörper (Nebennieren). Biolog. Centralbl., Bd. I, 1881/82.
9. Eberth, C., Die Nebennieren. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben, 1. Bd., 1871.
10. Ecker, A., Der feinere Bau der Nebennieren beim Menschen und den vier Wirbelthierclassen. Braunschweig 1846.
11. Derselbe, Blutgefässdrüsen. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 4, 1852.
12. Frey, H., Suprarenal-capsules. Todd's Cyclopaedia of Anatomy and Physiology, Bd. 4, 1852.
13. Giacomini, C., Sopra la fine struttura delle capsule surrenali degli Anfibii. Proc. verb. R. Acad. fisiocritici Siena. Adun. 1897. (Unzugänglich.)
14. Derselbe, Brevi osservazioni intorno alla minuta struttura del corpo inter-

renale e dei corpi soprarenali dei Selaci. Atti d. R. Acad. dei Fisiocritici, Serie IV, Vol. 1, 1898. (Unzugänglich.)

15. Gruby, Recherches anatomiques sur le système veineux de la grenouille. Annales d. sciences natur, 2. Série, Bd. 17, Zool. 1842.
16. Kahlden, C. v., Ueber die Addison'sche Krankheit und über die Function der Nebennieren. Centralbl. f. allgem. Pathologie u. pathol. Anatomie, Bd. 7, 1896.
17. Kohn, A., Ueber die Nebenniere. Prager med. Wochenschr., Bd. 23, 1898.
18. Derselbe, Die Nebenniere der Selachier nebst Beiträgen zur Kenntniss der Morphologie der Wirbelthiernebenniere im Allgemeinen. Archiv f. mikrosk. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 53, 1898.
19. Derselbe, Die chromaffinen Zellen des Sympathicus. Anat. Anz., Bd. 15, 1899.
20. Derselbe, Ueber den Bau und die Entwickelung der sogenannten Carotisdrüse. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 56, 1900.
21. Kose, W., Ueber das Vorkommen „chromaffiner Zellen" im Sympathicus des Menschen und der Säugethiere. Sitzungsbericht d. deutsch. naturw.-medic. Vereines f. Böhmen „Lotos", 1898.
22. Langlois, P., Recherches sur l'identité physiologique des corps surrénaux chez les batraciens et les mammifères. Arch. d. Phys., S. V, T. X, 1898.
23. Mayer, S., Das sympathische Nervensystem. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben, Bd. 2, 1872.
24. Derselbe, Beobachtungen und Reflexionen über den Bau und die Verrichtungen des sympathischen Nervensystemes. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Cl., Bd. 66, Abthl. III, Jahrg. 1872.
25. Moore, B., u. Vincent, S., The comparative chemistry of the suprarenal capsules. Proc. R. Soc. of London, Vol. 62, 1897.
26. Dieselben, Further observations upon the comparative chimistry of the suprarenal capsules, with remarks upon the non-existence of suprarenal medulla in Telostean Fishes. Proc. R. Soc. of London, Vol. 62, 1897.
27. Nagel, Ueber die Structur der Nebennieren. Müller's Arch. f. Anat., Phys. u. wissensch. Med., Jahrg. 1836.
28. Oliver, G., u. Schäfer, On the physiological action of extract of the suprarenal capsules. Proc. of the physiologicol Soc. (The Journal of Physiology, Vol. 16, 1894.)
29. Pettit, A., Recherches sur les capsules surrénales. Thèse, presentée à la faculté des sciences de Paris. Paris 1896.
30. Srdínko, O.: siehe „Apparatus urogenitalis", Nr. 78.
31. Stilling. H., Zur Anatomie der Nebennieren. Zweite Mittheilung. Archiv f. mikrosk. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 52, 1898.
32. Derselbe, Die chromophilen Zellen und Körperchen des Sympathicus. Anat. Anz., Bd. 15, 1899.
33. Derselbe, Einige Fragen als Antwort auf die Erwiderung von A. Kohn. Anat. Anz., Bd. 15, 1899.
34. Szymonowicz, L., Die Function der Nebenniere. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 64, 1896.
35. Vincent, S., The suprarenal capsules in the lower Vertebrates. Proc. of the Birmingham Natural History and Philosophical Soc., Vol. 10, 1896.
36. Derselbe, On the general physiological effects of extracts of the suprarenal capsules. The Journal of Physiology, Vol. 22, 1897/98 (1897).
37. Derselbe, Further observations upon the general physiological effects of extract of the suprarenal capsules. The Journ. of Physiology, Vol. 22, 1897/98 (1898).

38. Vincent, S., The comparative physiology of the suprarenal capsules. Proc. R. Soc. of London, Vol. 61, 1897.
39. Derselbe, Some points in connection with the comparative physiology of the suprarenal capsules. Proc. of the Physiol. Soc. 1897.
40. Derselbe, The comparative histology of the suprarenal capsules. Internationale Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 15, 1898.
41. Derselbe, Further observations upon the comparative Physiology of the suprarenal capsules. Proc. R. Soc. of London, Vol. 62, 1898.
42. Derselbe, The carotid gland of Mammalia and its relation to the suprarenal capsule, with some remarks upon internal secretion, and the phylogeny of the latter organ. Anat. Anz., Bd. 18, 1900.

Geschlechtsverhältnisse, Geschlechtsthätigkeit, Entwickelung der Keimdrüsen und des Fettkörpers.

1. Born, G., Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsunterschiede. Breslauer ärztl. Zeitschr. 1881.
2. Derselbe, Beiträge zur Bastardirung zwischen den einheimischen Anurenarten. Pflüger's Arch. f. d. ges. Phys., Bd. 32, 1883.
3. Derselbe, Biologische Untersuchungen. II. Weitere Beiträge zur Bastardirung zwischen den einheimischen Anuren. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 27, 1886.
4. Bouin, M., Origine des corps adipeux chez Rana temporaria (L.). Bibliographie anatomique, T. 7, 1899.
5. Derselbe, Expulsion d'ovules primordiaux chez les têtards de grenouille rousse. Bibliographie anat., T. 8, 1900.
6. Derselbe, Ébauche génitale primordiale chez Rana temporaria (L.). Note préliminaire. Bibliographie anatomique, T. 8, 1900.
7. Fischer-Sigwart, H., Biologische Beobachtungen an unseren Amphibien. I. Der Taufrosch, Rana fusca, Roesel. Nach gesammelten Tagebuchnotizen. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. in Zürich, Jahrg. 42, 1897.
8. Gemmill, J., Zur Eibildung bei den anuren Amphibien. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abthl., Jahrg. 1896.
9. Giglio-Tos, E., Sull' origine dei corpi grassi negli anfibi. Atti della R. Acad. d. Scienze d. Torino, Vol. 31, 1895.
10. Giles, A., Development of the fat-bodies in Rana temporaria. A. contribution to the history of the pronephros. Quart. Journ. of micr. science, Vol. 29, N. S., 1889.
11. Goltz, F., Einige Versuche über den Nervenmechanismus, welcher während der Begattung der Frösche thätig ist. Centralbl. f. d. medicin. Wissensch., 3. Jahrg., 1865.
12. Derselbe, Weiteres über den Nervenmechanismus, welcher bei der Begattung der Frösche thätig ist. Centralbl. f. d. medicin. Wissensch., 4. Jahrg., 1866.
13. Derselbe, Beiträge zur Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches. Berlin 1869.
14. Griesheim, A. v., Ueber die Zahlenverhältnisse der Geschlechter bei Rana fusca. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 26, 1881.
15. Grünhagen, A.: siehe „Männliche Geschlechtsorgane“, Nr. 30.
16. Hensen, V., Physiologie der Zeugung. Hermann's Handbuch der Physiologie, Bd. 6, Thl. II, 1881.
17. Hoffmann, C. K.: siehe „Apparatus urogenitalis“, Nr. 28.
18. Huber, O., Ueber Brunstwarzen bei Rana temporaria (L.). Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. 45, 1887.

19. Knappe, E.: siehe „Hermaphroditismus“, Nr. 10.
20. Kolessnikow, N., Ueber die Eientwickelung bei Batrachiern und Knochenfischen. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 15, 1878.
21. Lebrun, H.: siehe „Weibliche Geschlechtsorgane“, Nr. 28.
22. Leuckart, R., Zeugung. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie mit Rücksicht auf physiologische Pathologie, 4. Bd., 1853.
23. Leydig, Fr.: siehe „Eingeweidelehre im Allgemeinen“, Nr. 11.
24. Marquis, C., Das Knochenmark der Amphibien in den verschiedenen Jahreszeiten. Inaug.-Diss., Dorpat 1892.
25. Marshall and Bless: siehe „Apparatus urogenitalis“, Nr. 40.
26. Nussbaum, M., siehe „Apparatus urogenitalis“, Nr. 52 u. 53.
27. Pflüger, E., Einige Beobachtungen zur Frage über die das Geschlecht bestimmenden Ursachen. Pflüger's Archiv f. d. ges. Phys., Bd. 26, 1881.
28. Derselbe, Hat die Concentration des Samens einen Einfluss auf das Geschlecht? — Ueber die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. — Ueber die parthenogenetische Furchung der Eier der Amphibien. — Wirkt der Saft der Hoden nicht brünstiger Männchen befruchtend? — Die Bastardzeugung bei den Batrachiern. — Versuche der Befruchtung überreifer Eier. — Zur Entwickelungsgeschichte der Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans). Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 29, 1882.
29. Derselbe, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 31, 1883. (Generationsgeschäft von Rana esculenta.)
30. Derselbe, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwickelung des Embryo. Zweite Abhandlung. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 32, 1883. (§. 8: Beschaffung des Materiales, biologische Notizen.)
31. Derselbe und Smith, W., Untersuchungen [über Bastardirung der anuren Batrachier und die Principien der Zeugung. I. Thl.: Experimente über Bastardirung der anuren Batrachier. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 32, 1883.
32. Derselbe, Dasselbe. II. Theil: Zusammenstellung der Ergebnisse und Erörterungen der Principien der Zeugung. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 32, 1883.
33. Derselbe, Ueber die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zelltheilung. III. Abhandlung. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 34, 1884.
34. Ploetz: siehe „Männliche Geschlechtsorgane“, Nr. 49.
35. Schultze, O.: siehe „Weibliche Geschlechtsorgane“, Nr. 49.
36. Spallanzani, Versuche über die Erzeugung der Thiere und Pflanzen. Nebst des Herrn J. Senebier's Entwurf einer Geschichte der organisirten Körper vor ihrer Befruchtung. Aus dem Französischen von Dr. Chr. Fr. Michaelis. Leipzig 1786.
37. Spengel, J.: siehe „Hermaphroditismus“, Nr. 18 u. 19.
38. Steinach, E.: siehe „Apparatus urogenitalis“, Nr. 79.
39. Tarchanoff, J.: siehe „Apparatus urogenitalis“, Nr. 80.
40. Wittich, v.: siehe „Apparatus urogenitalis“, Nr. 84.
41. Zschokke, F., Die Thierwelt der Hochgebirgsseen. Basel, Genève u. Lyon, 1900.

Anatomie der Geschlechtsorgane beider Geschlechter.

1. Balbiani, G.: siehe „Apparatus urogenitalis", Nr. 2.
2. Duvernoy, G. L.: siehe „Apparatus urogenitalis", Nr. 16.
3. Lereboullet, A.: siehe „Apparatus urogenitalis", Nr. 34.
4. Leuckart, R.: siehe „Geschlechtsverhältnisse u. s. w.", Nr. 22.
5. Rathke, H.: siehe „Apparatus urogenitalis", Nr. 62.
6. Roesel v. Rosenhof, Historia naturalis ranarum nostratium. Nürnberg 1758.
7. Spengel, J.: siehe „Apparatus urogenitalis", Nr. 77.
8. Swammerdam, Bibel der Natur. Leipzig 1752.
9. Wittich, v.: siehe „Apparatus urogenitalis", Nr. 84.

Männliche Geschlechtsorgane.

1. Ankermann, De motu et evolutione filorum spermaticorum ranarum. Regiomonti 1854.
2. Derselbe, Einiges über die Bewegung und Entwickelung der Samenfäden des Frosches. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 8, 1857.
3. Benda, C., Zur Spermatogenese und Hodenstructur der Wirbelthiere. Anat. Anz., 2. Jahrg., 1887.
4. Derselbe, Untersuchungen über den Bau des functionirenden Samencanälchens einiger Säugethiere und Folgerungen für die Spermatogenese dieser Wirbelthierclasse. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 30, 1887.
5. Derselbe, Die neuesten Publicationen auf dem Gebiete der Samenlehre. Internat. Centralbl. f. d. Physiol. u. Pathol. der Harn- und Sexualorgane, Bd. 1, Heft 1 u. Bd. 1, Heft 2, 1889.
6. Derselbe, Neue Mittheilungen über die Entwickelung der Genitaldrüsen und über die Metamorphose der Samenzellen (Histiogenese der Spermatozoen). Verhandl. d. physiol. Ges. Berlin 1891.
7. Derselbe, Neuere Mittheilungen über die Histiogenese der Säugethierspermatozoen. Archiv f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abthl., Jahrg. 1897.
8. Derselbe, Ueber die Spermatogenese der Vertebraten und höherer Evertebraten. I. Theil: Ueber die vegetativen Geschlechtszellen. Archiv f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abthl., Jahrg. 1898. II. Theil: Die Histiogenese der Spermien. Ebenda.
9. Bertacchini, P., La Spermatogenesi nella Rana temporaria. Internationale Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 8, 1891.
10. Derselbe, Ricerche biologiche sulla Spermatogenesi nel Gruppo degli Anfibi anuri. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 13, 1896.
11. Derselbe, Istogenesi dei Nemaspermi di Triton cristatus. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol., Bd. 15, 1898.
12. Bidder: siehe „Apparatus urogenitalis", Nr. 5.
13. Biondi, D., Die Entwickelung der Spermatozoiden. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 25, 1885.
14. Born, G.: siehe „Geschlechtsverhältnisse u. s. w.", Nr. 2.
15. Broman, J., Ueber Bau und Entwickelung der Spermien von Bombinator igneus. Anat. Anz., Bd. 17, 1900.
16. Derselbe, Bidrag till Kännedomen om Batrachie Spermiernas Byggnad. Lund 1900.
17. Bühler, Spermatogenese bei Bufo vulgaris. Verhandl. d. Anat. Ges. Basel 1895. Anat. Anz., Ergänzungsheft zum 10. Bd., 1895.
18. Burow, C., De vasis sanguiferis ranarum. Diss. inaug., Regiomontii Prussorum 1834.

19. Cuccati, G., Spermatogenesi nella Rana esculenta. Not. prev. Anat. Anz., 5. Jahrg., 1890.
20. Disselhorst: siehe „Apparatus urogenitalis“, Nr. 11 u. 12.
21. Eberth, C., Zur Kenntniss der Verbreitung glatter Muskeln. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog., Bd. 12, 1863.
22. Eimer, Th., Untersuchungen über den Bau und die Bewegung der Samenfäden. Verhandl. d. physikal.-medicin. Gesellsch. Würzburg, N. F., Bd. 6, 1874.
23. Flemming, W., Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Theil II. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 18, 1880.
24. Derselbe, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 29, 1887.
25. Derselbe, Weitere Beobachtungen über die Entwickelung der Spermatosomen bei Salamandra maculosa. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 31, 1888.
26. Frankl, O.: siehe „Apparatus urogenitalis“, Nr. 20.
27. Friedmann, F., Beiträge zur Kenntniss der Anatomie und Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane. Archiv f. mikrosk. Anat. u. Entwickelungsgeschichte, Bd. 52, 1898.
28. Goltz, F.: siehe Geschlechtsverhältnisse u. s. w.“, Nr. 11, 12, 13.
29. Grohe, F., Ueber die Bewegung der Samenkörper. Virchow's Archiv, Bd. 32, 1865.
30. Gruenhagen, A., Lehrbuch der Physiologie, 3. Bd., 7. Aufl., 1887.
31. Hermann, F., Beiträge zur Histologie des Hodens. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 34, 1889.
32. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese. Archiv f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 50, 1897.
33. Kölliker, A, Die Bildung der Samenfäden in Bläschen als allgemeines Entwickelungsgesetz. Neue Denkschriften der allgem. Schweizerisch. Gesellsch. f. d. ges. Naturwissensch., Bd. 8, 1847.
34. Derselbe, Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 7, 1856.
35. Langer, C., Ueber das Lymphgefässsystem des Frosches. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Mathem.-naturw. Cl., Bd. 55, Abthl. I, 1867.
36. Leydig: siehe „Eingeweidelehre im Allgemeinen“, Nr. 11.
37. Lockwood, C. B., The development and transition of the testis, normal and abnormal. The Journ. of Anatomy and Physiol. norm. and patholog., Vol. 21 (N. S. Vol. 1), 1887.
38. Meves, F., Ueber eine Metamorphose der Attractionssphäre in den Spermatogonien von Salamandra maculosa. Archiv f. mikrosk. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 44. 1895.
39. Derselbe, Ueber die Entwickelung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Archiv f. mikrosk. Anatom. u. Entwickelungsgesch., Bd. 48, 1897.
40. Derselbe, Ueber Structur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa. Archiv f. mikrosk. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd 50, 1897.
41. Derselbe, Zelltheilung. Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 8, 1898. 1899.
42. Meyer, F.: siehe „Apparatus urogenitalis“, Nr. 42.
43. Neumann, E., Ueber die Entwickelung der Samenfäden. Centralbl. f. d. med. Wissensch., 10. Jahrg., 1872.
44. Derselbe, Untersuchungen über die Entwickelung der Spermatozoiden. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 11, 1875.
45. Nussbaum, M.: siehe Apparatus urogenitalis“, Nr. 53.

46. Peter, K., Die Bedeutung der Nährzelle im Hoden. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 53, 1898.
47. Pflüger u. Smith: siehe „Geschlechtsverhältnisse u. s. w.“, Nr. 31.
48. Plato, J., Zur Kenntniss der Anatomie und Physiologie der Geschlechtsorgane. Archiv f. mikrosk. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 50, 1897.
49. Ploetz, A. J., Die Vorgänge in den Froschhoden unter dem Einfluss der Jahreszeit. Vergleich von Rana temporaria und Rana esculenta. Archiv f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abthl., Jahrg. 1890, Supplementband.
50. Rath, O. vom, Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese von Salamandra maculosa. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 57, 1893.
51. Derselbe, Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduction in der Samen- und Eireife. Archiv f. mikrosk. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 46, 1895.
52. Remak, R., Ueber Eihüllen und Spermatozoen. Archiv f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1854. Anmerkung dazu, von Joh. Müller.
53. Sanfelice, F., Spermatogénèse des Vertébrés. Archiv ital. d. Biolog., T. 10, 1888. (Extrait du Bolletino della Società dei Naturalisti di Napoli, Serie 1a, Vol. 2, Anno 2, Libro 1, 1888.)
54. Schweigger-Seidel, F., Ueber die Samenkörperchen und ihre Entwickelung. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 1, 1865.
55. Swaen, A., et Masquelin, H., Étude sur la spermatogénèse. Archiv. d. Biolog., T. 4, 1883.
56. Tarchanoff: siehe „Apparatus urogenitalis“, Nr. 80.
57. v. la Valette St. George, Ueber die Genese der Samenkörper. Zweite Mittheilung. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 3, 1867.
58. Derselbe, Der Hoden. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Bd. 1, 1871.
59. Derselbe, Ueber die Genese der Samenkörper. Vierte Mittheilung. Die Spermatogenese bei den Amphibien. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 12, 1876.
60. Derselbe, Spermatologische Beiträge. Erste Mittheilung. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 25, 1885.
61. Derselbe, Spermatologische Beiträge. Dritte Mittheilung. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 27, 1886.
62. Waldeyer, Bau und Entwickelung der Samenfäden. (Referat auf der ersten Versamml. d. Anat. Ges., Leipzig 1887.) Anat. Anz., Jahrg. 2, 1887.

Weibliche Geschlechtsorgane.

1. Aeby, Ch., Ueber glatte Muskelfasern im Ovarium und Mesovarium von Wirbelthieren. Archiv f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1859.
2. Derselbe, Die glatten Muskelfasern in den Eierstöcken der Wirbelthiere. Archiv f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1861.
3. Auerbach, L., Ueber einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanzen, nebst Bemerkungen zum Bau der Eier und Ovarien niederer Wirbelthiere. Sitzungsber. d. K. Preuss. Akad. d. Wissensch., Berlin 1891.
4. Baer, C. E. a., De ovi mammalium et hominis genesi, 1827.
5. Balfour, F. M., On the structure and development of the vertebrate ovary. Quart. Journ. microc. science, Vol. 18, N. S., 1878.
6. Boettcher, A., Ueber den Bau und die Quellungsfähigkeit der Froscheileiter. Virchow's Archiv, Bd. 37, 1866.
7. Born, G., Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Breslauer ärztl. Zeitschr. 1884.
8. Derselbe, Biologische Untersuchungen. I. Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 24, 1885.

9. Brandt, A., Fragmentarische Bemerkungen über das Ovarium des Frosches. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 28, 1877.
10. Carnoy, J. B., et Lebrun, H., La Cytodiérèse de l'oeuf. La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule, T. 12, 1897.
11. Carus, J. V., Ueber die Entwickelung des Spinneneies. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 2, 1850.
12. Cramer, H., Bemerkungen über das Zellenleben in der Entwickelung des Froscheies. Archiv f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med. 1848.
13. Eismond, J., Sur l'état plurinucléaire des cellules en général et des cellules-oeufs en particulier. (Esquisse cytologique.) Bibliographie anatomique, T. 6, 1898.
14. Ellermann, V., Ueber die Schleimsecretion im Eileiter der Amphibien. Anat. Anz., Bd. 18, 1900.
15. Fick, R., Mittheilungen über die Eireifung bei Amphibien. Verhandl. d. Anat. Ges., 13. Versamml., Tübingen 1899. Anat. Anz., Bd. 16, 1899.
16. Gegenbaur, C., Ueber den Bau und die Entwickelung der Wirbelthiereier mit partieller Dottertheilung. Archiv f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1861.
17. Gemmill, J. F.: siehe „Geschlechtsverhältnisse u. s. w.“, Nr. 8.
18. Giacomini, E., Sui corpi lutei veri degli Anfibi con una breve appendice sui corpi lutei veri degli Uccelli „Gallus domesticus“. Monit. zool. Ital., A. 7, 1896.
19. Grunau, H., Ueber das Flimmerepithel auf dem Bauchfelle des weiblichen Frosches und den Eileiterbau desselben. Königsberg 1875.
20. Hebold, O., Ein Beitrag zur Lehre von der Secretion und Regeneration der Schleimzellen. Inaug.-Diss., Bonn 1879.
21. Henneguy, L. F., Le corps vitellin de Balbiani dans l'oeuf des vertébrés. Journ. de l'Anatomie et de la Physiol., A. 29, 1893.
22. Derselbe, Recherches sur l'atrésie de follicules de Graaf chez les mammifères et quelques autres vertébrés. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., A. 30, 1894.
23. Hertwig, O., Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Zweiter Theil. Morphol. Jahrb., Bd. 3, 1877.
24. Derselbe, Ueber das Vorkommen spindeliger Körper im Dotter junger Froscheier. Morphol. Jahrb., Bd. 10, 1885.
25. Hoffmann, C. K.: siehe „Apparatus urogenitalis“, Nr. 28.
26. Hoyer, H., Ueber den Nachweis des Mucins in Geweben mittelst der Färbemethoden. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 36, 1890.
27. Langer, C., Ueber das Lymphgefässsystem des Frosches. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Mathem.-naturw. Cl., Bd. 55, Abthl. I, 1867.
28. Lebrun, H., Recherches sur l'appareil génital femelle de quelques Batraciens indigènes. La Cellule, T. 7, 1891.
29. Leydig: siehe „Eingeweidelehre im Allgemeinen“, Nr. 11.
30. Loos, P. A., Die Eiweissdrüsen der Amphibien und Vögel. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 35, 1881.
31. Ludwig, H., Ueber die Eibildung im Thierreiche. Verhandl. d. physik.-med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. 7, 1874.
32. Meves, F., Ueber eine Metamorphose der Attractionssphäre in den Spermatogonien von Salamandra maculosa. Archiv f. mikrosk. Anat. u. Entwickelungsgeschichte, Bd. 44, 1895.
33. Mingazzini, P., Sulla degenerazione sperimentale delle ova die Rana esculenta. Atti R. Accad. Linc. Roma. Rendic. della classe delle scienze fisiche, Vol. 3, 1894.

34. Neumann, E., Die Beziehungen des Flimmerepithels der Bauchhöhle zum Eileiterepithel beim Frosche. Anhang: Die Drüsen der Froscheileiter. (Nach in Gemeinschaft mit Herrn H. Grunau angestellten Untersuchungen.) Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 11, 1875.
35. Newport, G., On the impregnation of the ovum in the Amphibia (First series). Philos. Trans. R. Society, London 1851.
36. Nussbaum, M.: siehe „Apparatus urogenitalis", Nr. 53.
37. Derselbe, Zur Mechanik der Eiablage bei Rana fusca. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 46, 1895.
38. Derselbe, Können die Weibchen der Rana fusca ohne Beihülfe der Männchen Eier legen? Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- und Heilkunde. Bonn, Bd. 24, 1896.
39. Derselbe, Zur Mechanik der Eiablage bei Rana fusca. II. Mittheilung. Archiv f. mikrosk. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 48, 1897.
40. Peschier, Chemisch-physiologische Bemerkungen über den Froschlaich. (Mit Anmerkung von J. F. John.) Meckel's Deutsches Archiv f. d. Physiol., Bd. 3, 1817.
41. Pflüger, E., Ueber die Bewegungen der Ovarien. Archiv f. Anat., Physiol. u. wissensch. Medic., Jahrg. 1859.
42. Prévost et Dumas, Deuxième mémoire sur la génération. Annal. d. scienc. natur, T. 2, 1824.
43. Roux, W., Beiträge zur embryonalen Entwickelungsmechanik. 2. Ueber die Entwickelung der Froscheier bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere. Breslauer ärztliche Zeitschr., Jahrg. 6, 1884.
44. Rückert, J., Die Chromatinreduction bei der Reifung der Sexualzellen. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch., herausgegeben v. Merkel u. Bonnet, Bd. 3, 1893. Wiesbaden 1894.
45. Ruge, G., Vorgänge am Eifollikel der Wirbelthiere. I. Rückbildung der nicht ausgestossenen Eierstockseier bei Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. 15, 1889.
46. Schütz, J., Ueber den Dotterkern, dessen Entstehung, Structur, Vorkommen und Bedeutung. Inaug.-Diss., Bonn 1882.
47. Schultze, M., Observationes nonnullae de ovorum ranarum segmentatione. Bonnae 1863.
48. Schultze, O., Ueber Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Anat. Anz., Jahrg. 1, 1886.
49. Derselbe, Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 45, 1887.
50. Derselbe, Ueber die Bedeutung der Schwerkraft für die organische Gestaltung, sowie über die mit Hülfe der Schwerkraft mögliche künstliche Erzeugung von Doppelbildungen. Verhandl. d. physik.-med. Ges. zu Würzburg, N. F., Bd. 28, 1894.
51. Derselbe, Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hülfe abnormer Gravitationswirkung. Archiv f. Entwickelungsmechanik der Organismen, Bd. 1, 1894.
52. Stüve, R., Beitrag zur Kenntniss des Baues der Eileiterdrüsen bei den Amphibien. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 34, 1889.
53. Thomson, A., Ovum. Todd, The Cyclopaedia of Anatomy and Physiology, Pt. 44, 1854 u. Pt. 48, 1856.
54. Virchow, R., Ueber die Dotterplättchen bei Fischen und Amphibien. Zeitschrift f. wissensch. Zool., Bd. 4, 1853.
55. Waldeyer, W., Eierstock und Ei. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Sexualorgane. Leipzig 1870.

56. Waldeyer, W., Eierstock und Nebeneierstock. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben, Bd. 1, 1871.
57. Weidenbaum, G., Ueber Nervencentren an den Gebärorganen der Vögel, Reptilien und Amphibien. Eine vergleichend-anatomische Studie. Inaug.-Diss., Dorpat 1894.
58. Will, L., Ueber die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insecten. Zool. Anz., 7. Jahrg., 1884.
59. Wolfenden, R., On certain constituents of the eggs of the common frog (Rana temporaria). The Journ. of Physiol., Vol. 5, 1885.

Hermaphroditismus.

1. Balbiani: siehe „Apparatus urogenitalis", Nr. 2.
2. Bonnet, R., Giebt es bei Wirbelthieren Parthenogenesis? Merkel u. Bonnet, Ergebn. d. Anat. u. Entwickelunggesch., Bd. 9, 1899. Wiesbaden 1900.
3. Born, G.: siehe „Geschlechtsverhältnisse u. s. w.", Nr. 1.
4. Bourne, A., On certain abnormalities in the common frog (Rana temporaria). 1. The occurrence of an ovotestis. 2. Abnormalities of the vertebral column. Quart. Journ. of microsc. science, Vol. 24, N. S., 1884.
5. Cole, F., A case of Hermaphroditism in Rana temporaria. Anatom. Anz., Bd. 11, 1896.
6. Friedmann, F., Rudimentäre Eier im Hoden von Rana viridis. Archiv f. mikrosk. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 52, 1898.
7. Derselbe: siehe „Männliche Geschlechtsorgane", Nr. 27.
8 Hoffmann, C. K.: siehe Apparatus urogenitalis", Nr. 28.
9. Kent, A., A case of abnormal development of the reproductive organs in the frog. The Journ. of Anat. and Physiol. norm. and patholog., Vol. 19, 1885.
10. Knappe, E., Das Bidder'sche Organ. Ein Beitrag zur Kenntniss der Anatomie, Histologie und Entwickelungsgeschichte der Geschlechtswerkzeuge einiger Amphibien, besonders der einheimischen Bufoniden. Morph. Jahrb., Bd. 11, 1886.
11. Latter, O., Abnormal reproductive organs in Rana temporaria. The Journ. of Anat. and Physiol. norm. and patholog., Vol. 24 (N. S. Vol. 4), 1890.
12. Marshall, A., On certain abnormal conditions of the reproductive organs in the frog. The Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 18, 1884.
13. Matthews, J., Oviduct in an adult male skate. The Journ. of Anat. and Physiolog. norm. and patholog., Vol. 19, 1885.
14. Mitrophanow, P. M., Ein Fall von Hermaphroditismus beim Frosch. Arbeiten a. d. zootom. Labor. d. Univ. Warschau, Jahrg. 1893, Heft 9, Beilage 7.
15. Pflüger, Ueber die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Pflüger's Archiv, Bd. 29, 1882.
16. Ridewood, W., On an abnormal genital system in a male of the common frog. Anat. Anz., Jahrg. 3, 1888.
17. Smith, W. R., A case of Hermaphroditism in a common frog (Rana temporaria). The Journ. of Anat. and Physiol. norm. and patholog., Vol. 24 (N. S. Vol. 4), 1890.
18. Spengel, J., Zwitterbildungen bei Amphibien. Biol. Centralbl., Bd. 4, 1885.
19. Derselbe, Hermaphroditismus bei Amphibien. Biol. Centralbl., Bd. 4, 1885.
20. Sumner, F., Hermaphroditism in Rana virescens. Anat. Anz., Bd. 9, 1894.
21. Sutton, J., Diseases of the reproductive organs in frogs, birds and mammals. The Journ. of Anat. and Physiol. norm. and patholog., Vol. 19, 1885.

22. v. la Valette St. George, Zwitterbildung beim kleinen Wassermolch (Triton taeniatus, Schneid.). Archiv f. mikrosk. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 45, 1895.

Fettkörper.

[Ueber Entwickelung der Fettkörper siehe die Arbeiten von Bouin, Giglio-Tos, Giles, Marshall and Bles, v. Wittich („Geschlechtsverhältnisse u. s. w.“, Nr. 4, 9, 10, sowie „Apparatus urogenitalis“. Nr. 40 u. 84).]

1. Giglio-Tos, E., Sui corpi grassi degli Anfibi. Atti della R. Accademia delle Scienze de Torino, Vol. 30, 1895.
2. Derselbe, Sur les corps gras des Amphibies. Arch. ital. d. Biolog., T. 25, 1896.
3. Meckel, F., Ueber die Schilddrüse, Nebennieren und einige, ihnen verwandte Organe. Abhandlungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie und Physiologie, von Friedrich Meckel, 1806.
4. Meyer, Fr.: siehe „Apparatus urogenitalis“, Nr. 42.
5. Neumann, E., Hämatologische Studien. I. Ueber die Blutbildung bei Fröschen. Virchow's Archiv, Bd. 143, 1896.
6. Toldt, C., Beiträge zur Histologie und Physiologie des Fettgewebes. Sitzungsbericht d. K. Akad. d. Wissensch., Wien. Mathem.-naturw. Cl., Bd. 62, 1870, II. Abthl.

Cloake.

1. Disselhorst, R.: siehe „Apparatus urogenitalis“, Nr. 12.
2. Lebrun, H.: siehe „Weibliche Geschlechtsorgane“, Nr. 28.
3. Lereboullet, A.: siehe „Apparatus urogenitalis“, Nr. 34.
4. Marcusen, J., De ranarum cloaca et vesica urinaria. Dissertatio inauguralis, Dorpati Livonorum 1848.
5. Derselbe, Ueber die Cloake und Harnblase der Frösche. Bulletin de la classe physico-mathématique de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersburg, T. 11, 1853.
6. Mayer, S., Adenologische Mittheilungen. Anat. Anz., Bd. 10, 1895.
7. Weidenbaum, G.: siehe „Weibliche Geschlechtsorgane“, Nr. 57.

Pleuroperitonealhöhle.

1. Andeer, J., Sur un normal appareil anatomique observé dans la péritoine. C. R. Acad. scienc. Paris, T. 124, 1897.
2. Derselbe, Recherches sur les ostioles. C. R. Acad. scienc. Paris, T. 124, 1897.
3. Bles, E.: siehe „Apparatus urogenitalis“, Nr. 7.
4. Derselbe: siehe „Apparatus urogenitalis“, Nr. 8.
5. Brachet, A., Recherches sur le développement de la cavité hépato-entérique de l'Axolotl, et de l'arrière cavité du péritoine chez les Mammifères (Lapin). Archiv d. Biol., T. 13, 1895.
6. Derselbe, Sur le développement de la cavité hépato-entérique chez les Amphibiens. Anat. Anz., 11. Bd., 1896.
7. Derselbe, Die Entwickelung der grossen Körperhöhlen und ihre Trennung von einander. (Pericardial-, Pleural- und Peritonealhöhle.) Die Entwickelung der Pleuro-Pericardialmembran und des Zwerchfells. Merkel u. Bonnet, Ergebnisse der Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 7, 1877. Wiesbaden 1898. (Aus dem Französischen ins Deutsche übertragen von A. Bickel.)

8. Giglio-Tos, Sull' omologia tra il diaframma degli anfibi anuri e quello dei mammiferi. Atti della R. Accad. d. sc. d. Torino 1894, Vol. 29.
9. Gonjaew, K., Die Nerven des Nahrungsschlauches. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 11, 1875.
10. Grunau, H.: siehe „Weibliche Geschlechtsorgane", Nr. 19.
11. Hochstetter, F., Ueber das Gekröse der hinteren Hohlvene. Anat. Anz., Bd. 3, 1888.
12. Hoffmann, E., Ueber den Zusammenhang der Nerven mit Bindegewebskörperchen und mit Stomata des Peritoneums, nebst einigen Bemerkungen über das Verhalten der Nerven in dem letzteren. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien, Bd. 95, Abthl. III, 1887.
13. Jourdain, S., Recherches sur le Système lymphatique de la Rana temporaria (L.). Revue d. scienc. natur., 3. sér., T. 1, 1881/82.
14. Klaatsch, H., Zur Morphologie der Mesenterialbildungen am Darmcanal der Wirbelthiere, Amphibien und Reptilien. Morph. Jahrb., Bd. 18, 1892.
15. Mathes, P., Zur Morphologie der Mesenterialbildungen bei Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. 23, 1895.
16. Mayer, S., Beitrag zur histologischen Technik. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Mathem.-naturw. Cl., Bd. 85, Abthl. III, 1882.
17. Derselbe, Die Membrana peri-oesophagealis. Anat. Anz., Jahrg. 7, 1892.
18. Neumann, C.: siehe „Weibliche Geschlechtsorgane", Nr. 34.
19. Nussbaum, M.: siehe „Apparatus urogenitalis", Nr. 53.
20. Derselbe: siehe „Geschlechtsverhältnisse u. s. w.", Nr. 37.
21. Oedmansson, E., Beitrag zur Lehre von dem Epithel. Virchow's Archiv f. patholog. Anat. u. Physiol., Bd. 28, 1863.
22. Derselbe, Studier öfver epiteliernas byggnad. Utdrag ur bref, meddeladt of prof. E. A. Key. (Aftryck ur Hygiea.) 1863. (Unzugänglich.)
23. Ranvier, De la membrane du sac lymphatique oesophagien de la grenouille. C. R. Acad. scienc. Paris, T. 111, 1890.
24. Robinson, B., The Morphology of the mesenterial development of the Vertebrate digestive tract. The Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 33 (N. S. Vol. 13), 1899.
25. Schweigger-Seidel, F., und Dogiel, J., Ueber die Peritonealhöhle bei Fröschen und ihren Zusammenhang mit dem Lymphgefässsysteme. Bericht über d. Verh. d. K. Sächs. Ges. d. Wissensch. zu Leipzig. Mathem.-phys. Cl., Bd. 18, 1866.
26. Solger, B., Studien zur Entwickelungsgeschichte des Coeloms und des Coelomepithels der Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. 10, 1885.
27. Thiry, L., Ueber das Vorkommen eines Flimmerepitheliums auf dem Bauchfell des weiblichen Frosches. Nachrichten von der G. A. Universität und d. K. Ges. d. Wissensch. zu Göttingen, 1862, Nr. 10.
28. Tourneux, F., Recherches sur l'épithélium des sereuses. Journ. d. l'Anat. et d. l'Physiol., T. 10, 1874.
29. Tourneux, F., et Herrmann, G., Recherches sur quelques épitheliums plats dans la série animale. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., T. 12, 1876.
30. Uskow, N., Ueber die Entwickelung des Zwerchfells, des Pericardiums und des Coeloms. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 22, 1883.
31. Waldeyer, W.: siehe „Weibliche Geschlechtsorgane", Nr. 55.
32. Wolff, W., Ueber freie sensible Nervenendigungen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 20, 1882.

VI.

LEHRE VOM INTEGUMENT

UND

VON DEN SINNESORGANEN.



VI.

Lehre vom Integument und von den Sinnesorganen.

I. Allgemeine Körperbedeckung (Integumentum commune).

1. Begriff.

I. Allgemeine Körperbedeckung (Integumentum commune). 1. Begriff.

Unter dem *Integumentum commune* werden die Haut (*Cutis*) und ihre Bildungen, sofern dieselben zeitlebens mit ihr in engerer Verbindung bleiben, und nicht etwa, wie die von der Haut aus entstehenden Sinnesorgane, topographisch und functionell selbständig werden, zusammengefasst. Von solchen Derivaten kommen, da Horngebilde bei den Fröschen keine besondere Bedeutung erlangen, nur Drüsen in Betracht, deren sehr reichliche Entwickelung ganz besonders charakteristisch für die Amphibienhaut ist. An der Haut selbst werden drei Schichten unterschieden: 1. *Epidermis* (Oberhaut), 2. *Corium* (Lederhaut), 3. *Tela subcutanea* (Unterhautgewebe). Von diesen gehören die aus Zellen bestehende Epidermis dem Ectoderm, die beiden anderen, bindegewebigen Theile dem Mesoderm an. Das Vorkommen von eingewanderten Elementen in der Epidermis ist zum Mindesten sehr wahrscheinlich.

2. Makroskopische Betrachtung der Froschhaut im Allgemeinen.

2. Makroskopische Betrachtung der Froschhaut im Allgemeinen.

Das makroskopische Verhalten der Froschhaut, in erster Linie von allgemein-biologischem und systematischem Interesse, ist zum Theil schon in dem systematischen Abschnitt des ersten Bandes besprochen worden. Doch müssen die Hauptpunkte hier nochmals hervorgehoben werden.

An den meisten Stellen ist die Froschhaut eben und glatt, durch das Secret der reichlich vorhandenen Hautdrüsen schlüpfrig, feucht; unebene Partieen sind nur stellenweise vorhanden. Die Festigkeit und Dicke der Haut ist zunächst nach Species verschieden: *Rana esculenta* besitzt unter den einheimischen Froscharten die dickste und kräftigste Haut. Aber auch beim Einzelthier ist die Haut nicht überall gleich dick; an bestimmten Stellen erfährt sie eine beträchtliche Verdickung. Doch kommt es nirgends zur Einlagerung wirklicher Hartgebilde, Kalk oder Knochen, in die Gewebe der Haut.

Im Allgemeinen ist die Haut an der Oberseite des Thieres fester und dicker als an der Unterseite. Auch finden sich an der Oberseite häufiger besonders verdickte prominente Partieen, während die Unterfläche ganz gleichmäſsig glatt ist.

Am Rücken bilden die beiden Seitenwülste (Drüsenwülste) typische, je nach Species verschieden stark vorspringende Wulstbildungen. Grössere flache knopfförmige Prominenzen sitzen in typischer Anordnung auf der *Vola manus* und der *Planta pedis* als *Tori articulares*. — Ein Ort, wo besonders zahlreiche papillenförmige Erhebungen zur Ausbildung kommen, ist die Daumenschwiele des brünstigen Männchens. —

Höcker- und Warzenbildungen finden sich besonders auf der Rückseite der hinteren Hälfte des Körpers, in der Umgebung des Afters und auf den hinteren Extremitäten. Eine genaue Classification derselben zu geben, ist trotz der zahlreichen auf die Haut des Frosches bezüglichen Untersuchungen noch nicht möglich. Ein Theil von ihnen steht in Beziehung zum Tastsinn, indem auf ihnen sich Tastflecke (*Maculae tactus*, Merkel) finden, die makroskopisch als kleine Pigmentflecke erkannt werden können. Zu dieser Kategorie von Erhebungen werden auch die sog. Brunstwarzen der weiblichen *Rana fusca* gezählt. Andere verdanken wohl in erster Linie starker Ausbildung der Drüsen ihre Entstehung; Mündungen von solchen lassen sich häufig schon mit blossem Auge oder mit der Lupe auf manchen Erhebungen erkennen. — Schliesslich wäre es möglich, dass manche flache Erhebungen der Haut auch auf Contractionszustände der in die Haut eingelagerten glatten Muskelzellen zurückzuführen sind. Angaben von Eberth (1869) sprechen dafür.

Rana esculenta. Die Haut von *Rana esculenta* ist fest und derb, besonders auf der Rückseite. Die Seitenwülste springen stark vor. Auch sonst auf dem Rücken, besonders in der Umgebung des Afters, ferner auf der Rückseite

des Ober- und Unterschenkels finden sich meist zahlreiche flache Prominenzen, von denen eine Anzahl zu Tastflecken in Beziehung stehen (siehe Sinnesorgane). Andere verdanken wohl stark entwickelten Drüsen ihre Entstehung.

Rana fusca. Die Haut von *Rana fusca* ist viel dünner als die von *Rana esculenta*, aber auch auf der Rückseite kräftiger als auf der Bauchseite. Sie ist im Allgemeinen glatter als die der *Rana esculenta.* Die Seitenwülste springen nicht so stark vor, wie dort. Bezüglich der feineren Prominenzen verhalten sich das Männchen und das Weibchen etwas verschieden. Beim Männchen finden sich manchmal in der Umgebung des Afters und auf der Rückseite der hinteren Extremitäten körnige Vorragungen, die theils nur der Grösse der eingebetteten Drüsen, theils auch ganz niedrigen, partiellen Verdickungen, flachen Papillen der Lederhaut ihren Ursprung verdanken und sich in ihrer Färbung fast nicht von ihrer Umgebung unterscheiden (O. Huber; ich habe diese körnigen Prominenzen der männlichen *Rana fusca* auch häufig gesehen). Sonst ist aber die Haut des Männchens durch ihre Glätte ausgezeichnet; besonders zu betonen ist die Glätte der Haut am Dorsalumfang des Unterschenkels. — Beim Weibchen von *Rana fusca* ist die Haut, vorzüglich der Rückseite des Körpers, zur Laichzeit ausgezeichnet durch einen eigenthümlichen körnigen Ausschlag, d. h. die Ausbildung kleiner Warzen, „Brunstwarzen“, die später unter den Brunstveränderungen der Haut beschrieben werden sollen. Sie gehören zu den oben erwähnten Tastflecken (O. Huber). Swirski hat neuerdings (1900) mitgetheilt, dass er diese Warzen bei 400 erwachsenen Weibchen von *Rana fusca* (in Dorpat) auch im Sommer und Herbst gefunden habe, wenigstens bei den älteren Exemplaren; bei den jüngeren Thieren im Gewichte von unter 25 Gramm fehlten sie manchmal. Swirski empfiehlt dieses Merkmal, das durch Ueberstreichen mit dem Finger besonders auf der dorsalen Fläche des Unterschenkels leicht erkannt werden kann, als untrügliches Zeichen zur Feststellung des Geschlechtes: der weibliche Unterschenkel bietet den Eindruck der Rauhigkeit, der männliche ist glatt. — Diese Mittheilung verdient jedenfalls eine genauere Prüfung, da bisher der erwähnte Ausschlag als charakteristisch für die Brunstzeit angesehen wurde. Der stricte Beweis der Identität der von Swirski beschriebenen Warzenbildungen mit den von Leydig zuerst geschilderten Brunstwarzen kann natürlich nur durch die mikroskopische Untersuchung geliefert werden.

Rana arvalis. Bei *Rana arvalis* springen die seitlichen Drüsenwülste nicht bloss stark hervor, sondern heben sich auch durch weissgelbe Farbe ab. Auch seitlich von der mitunter vorhandenen hellen Mittelbinde können Drüsenhöcker, öfters zu kürzeren oder längeren Leisten zusammenfliessend, herabziehen. Die Seiten des Leibes fleckig marmorirt, öfters mit helleren Warzen (Leydig). Die bei *Rana fusca* genannten und später noch genauer zu schildernden Brunstwarzen sah Huber auch bei Weibchen von *Rana arvalis.* Darauf beruht vielleicht die Beobachtung von Steenstrup (1846), dass die Weibchen von *Rana arvalis* zur Brunstzeit eine trockene und rauhe, warzige Haut besitzen, während die Haut der Männchen um diese Zeit viel glätter und schleimiger ist.

Eine eingehendere Darstellung der hier aufgezählten Hautverdickungen folgt in den nächsten Abschnitten.

Die Farbe der Froschhaut zeigt ebenfalls nach Species sehr beträchtliche Verschiedenheiten. Zur Beobachtung kommen alle möglichen Farbentöne, Gelb, Grün in allen Nuancen, Blau (Graublau,

Himmelblau), Bronzefarbig, Braun in verschiedenen Modificationen, Braunroth, Roth, Grau, Schwarz. Manche Hautpartieen können metallischen Glanz zeigen. Die Färbung des einzelnen Thieres ist nicht zu allen Zeiten dieselbe, sondern unterliegt Schwankungen: die Frösche zeigen einen von verschiedenen Factoren (Localität, Temperatur, Feuchtigkeit) abhängigen Farbenwechsel, der in einem der nächsten Abschnitte zur Sprache kommen wird. Doch kommen auch individuelle, fixirte, Besonderheiten der Färbung bei den Thieren derselben Species vielfach vor; tiefer greifende Veränderungen dieser Art (manchmal durch Besonderheiten der Localität bedingt) sind vielfach zur Aufstellung von Varietäten benutzt worden.

Stets ist die Rückseite des Thieres die lebhaft gefärbte, die Unterseite ist hell, gelblich, grau; einfarbig oder mit blassen Flecken versehen.

Nach der Grundfarbe des Rückens werden die Frösche bekanntlich in grüne und braune eingetheilt; es dürfen auch diese Grundfärbungen in Zusammenhang gebracht werden mit dem Aufenthalt der Thiere: die grüne *Rana esculenta* bevölkert die mit Gras, Schilf, Binsen bewachsenen Ufer der Teiche, Bäche und Seen und flüchtet bei herannahender Gefahr in das Wasser selbst, um sich unter Wasserpflanzen zu verbergen; die braunen Arten, *Rana fusca* und *Rana arvalis*, bewohnen nur im Frühjahr das Wasser, später aber das Land, Felder, Aecker, Sumpf- und Moorland. Ausführliche Beschreibungen der speciellen Färbungen und der verschiedenen beobachteten Färbungsvarietäten finden sich in systematischen und biologischen Werken, besonders bei Leydig (1877) und Dürigen (1897). Die Schilderungen des Letzteren gebe ich im Nachfolgenden zum gröſsten Theil wörtlich wieder.

Rana esculenta. Dürigen (1897) beschreibt die Färbung von *Rana esculenta* und ihre Abänderungen folgendermaassen. Oberseits grün mit vereinzelten, namentlich auf dem Hinterrücken und den Flanken erscheinenden schwarzen Flecken und drei gelben oder gelbgrünlichen Längsstreifen, von denen einer das Rückgrat entlang läuft und je einer (als Drüsenwulst) an der Grenze von Rücken und Rumpfseite hinzieht; an jeder Kopfseite zwei schwarze Streifen, und zwar einer von der Schnauzenspitze über das Nasenloch durchs Auge, der sich gern oberhalb des Trommelfelles hin, ohne einen wirklichen, dreieckig ausgezogenen Ohrfleck zu bilden, als Fleckenbinde oder Fleckenreihe längs des hellen Drüsenwulstes fortsetzt, und einer unterhalb des ersten längs der Kinnlade, dessen Fortsetzung bis zur Vordergliedmaasse geht; oberhalb dieses Kieferstriches eine bräunliche oder grünliche Zone; die Vordergliedmaassen, an deren Wurzel ein kurzer, schmaler, dunkler Fleck steht, oberseits mehr oder weniger schwarz gefleckt oder gar quer gebändert; die Weichengegend vor der Einlenkungsstelle

der Hinterbeine sowie die Hinterbacken (Keulen) schwarz und gelb marmorirt. Schenkel und Fuss oberseits auf grünem Grunde schwarz gefleckt und gebändert. Unterseite des Frosches weisslich oder gelblich, zuweilen grau oder fleischröthlich überflogen, entweder einfarbig oder aber grau gefleckt und getüpfelt. An den Bauchseiten tritt bisweilen ein Perlmutterschein, auf den Lidern, dem Trommelfell, den Hinterbeinen und den hellen Rückenbinden ein Gold- und Bronzeglanz auf. Schallblasen milchweiss (in geblähtem Zustande).

Die angegebene Färbung ändert nach Geschlecht kaum oder überhaupt nicht, nach Alter unmerklich oder unbedeutend, nach Jahreszeit nur insofern ab, als die Frösche beim Verlassen der Winterherberge, vor der Frühjahrshäutung in ihrem abgetragenen Winterkleid schäbig, fahl, schmutzig- oder graugrün oder bräunlich aussehen, während und nach der Laichzeit jedoch im frischesten grünen Hochzeitsgewande glänzen. Auch begegnen wir Verschiedenheiten nach dem Aufenthalt, indem beispielsweise in und an Moorwässern, auf Torfwiesen dunkel-, braun- oder schwarzgrüne Stücke uns auffallen. Indess wandeln sich solche Dunkelmänner in anderer Umgebung bisweilen zu freudig-grünen „Jägern" um (siehe später: Farbenwechsel). Andererseits können auch hier die färbenden Beeinflussungen durch die Summirung und die Zeitdauer bestimmend stark werden und die Färbung der Thiere mit der der Umgebung bleibend in Einklang bringen, wie denn unter anderem bei den Grünfröschen Transkaspiens laut A. Walter's Beobachtung das Grün und lebhafte Gelb stets sehr zu Gunsten des einfachen Braun, entsprechend dem spärlichen Grün der Umgebung, zurücktritt. So kann der grüne Grundton aufhellen zu Grüngelb und andererseits zu Dunkel-, Oliven- und Blaugrün, ja, wie Leydig (1892) an nieder- und G. H. Douglass (1889) an oberrheinischen Stücken erfahren hat, zu einem entschiedenen Himmel- oder Dunkelblau sich umsetzen, aber auch durch ein Grünlichgrau ins Röthlichgraue und Rost- oder Kastanienfarbige oder gar in Schwarzbraun übergehen. In entsprechender Weise kann die gelbe Rückgratslinie in Grünlich, Hellblau oder Weisslich variiren oder aber von der Farbe des Rückens zur Unkenntlichkeit übergrünt werden, und auf den Drüsenwülsten ein brauner Ton mit Gold- und Kupferglanz auftreten. Ausserdem trifft man Stücke an, bei denen die schwarzen Flecken der Rückenpartie entweder verschwunden sind, oder zu Tüpfeln sich verringert, oder umgekehrt zu förmlichen Fleckenbinden sich vereinigt haben, so dass man, wenn der Frosch in der eigentlichen Färbung und Zeichnung mit „*maculata*" zu bezeichnen ist, diese Abänderungen als *var. immaculata*, *punctata* und *nigrovittata* (Camerano) benennen könnte.

Bezüglich der oben erwähnten blauen Exemplare von *Rana esculenta* sei noch hinzugefügt, dass bei denselben die blaue Färbung nicht ein augenblicklicher vorübergehender, sondern ein wahrscheinlich unter dem Einfluss der Oertlichkeit ausgebildeter Zustand war. Eine Anzahl solcher blauer Esculenten, die aus einem bestimmten umschatteten Tümpel der Rheinwaldungen aus der Gegend bei Karlsruhe stammten und durch G. H. Douglass an Fr. Leydig nach Bonn gesandt wurden, bewahrten hier in der Gefangenschaft die Farbe constant; nur Schwankungen in ein helleres oder dunkleres Blau wurden an manchen Tagen beobachtet. Nach den Beobachtungen von G. H. Douglass zeigten die Thiere im Freien bei allen Witterungsverhältnissen die blaue Farbe. (Siehe auch Farbenwechsel.)

Rana fusca. Die Färbung von *Rana fusca* ist nach Dürigen folgende. Der Grundton der gesammten Oberseite ist ein Braun, dass in Roth-, Gelbbraun und Fleischroth, aber auch in Grau-, Oliv- und Schwarzbraun übergehen kann,

und zwar haben die Weibchen die Neigung zu den helleren, die Männchen zu den düsteren Schattirungen. Diese Grundirung des Rückens bleibt jedoch nur in ganz seltenen Fällen allein; fast immer sind dunkelbraune bis schwarze Flecken, die allerdings nach Form, Zahl, Grösse, Deutlichkeit, Stellung und Zusammenhang sehr wechseln, aufgesetzt; zuweilen erscheinen sie nebelhaft und verschwommen, zuweilen in zwei Längsreihen, zu denen noch je eine am Aussenrande des Seitenwulstes sich gern gesellt, angeordnet. Die beiden Drüsenwülste an der Rückenkante zeigen denselben oder einen nur wenig helleren Ton als der Rücken selbst; ein lichter Rückgratsstreif fehlt den echten Grasfröschen. Die Zeichnung der Kopfplatte richtet sich nach der des Rückens und ist somit gefleckt, gepunktet oder fast einfarbig. Gewöhnlich vorhanden ist indessen der grosse dunkel- oder schwarzbraune Ohr- oder Schläfenfleck, der vom Auge über das Trommelfell und in spitzer Verlängerung bis gegen die Schulter hinzieht (Steenstrup erklärte, dass er auch fehlen kann), ferner der zwischen Auge und Nasenloch sich abhebende dunkle Zügelstrich, die dunkeln Streifen auf der Vorderfläche der Oberarme und die oberseitige dunkle Querbänderung der Schenkel und Hinterbacken, schliesslich auch meistens eine dunkle $\wedge$-förmige Figur im Nacken, erzeugt durch zwei ganz kurze, vorn spitzwinklig zusammenstossende dunkle Drüsenreihen, und dunkle, allerdings meist in Flecken aufgelöste oder bloss in Spuren erhaltene seitliche Längsstreifen an der Oberkinnlade. Der bräunliche oder röthliche Grundton der mit dunkeln Tupfen-, Marmel-, Schnörkel- oder Nebelflecken gezeichneten Flanken hellt sich nach unten hin derart auf, dass er allmählich in das Gelblich-, Röthlich- oder Grauweiss des Bauches und der anderen Partieen der Unterseite übergeht. Auch auf dieser, namentlich beim Weibchen und insonderheit an der Kehle und den Bauchseiten, zeigen sich Tupfen, Schnörkel und Nebelflecken, und zwar von rother, gelblicher oder bräunlicher Farbe, und dieselben können so überhandnehmen, dass der weissliche Grund vollständig zurückgedrängt wird, und diese Theile rosa- oder braunroth oder gelb erscheinen *(Rana flaviventris)*. Solch' schöne ansprechende Tinten markiren sich vornehmlich zur Laichzeit, nicht nur an Brust und Bauch, sondern auch auf den Hinterbacken, der Innenseite des Unterschenkels, vor der Wurzel der Arme und Beine, in den Achselhöhlen. — Von den Farbenvarietäten, die nicht auf vorübergehenden Zuständen (siehe Farbenwechsel) beruhen, sondern fixirt sind, verdient Erwähnung eine von Leydig (1877) geschilderte Form, die sehr an *Rana arvalis, var. striata*, erinnert. Es zieht nämlich (Leydig) auf der graugelblichen Grundfarbe des Rückens ein helles Längsband in der Mitte herab, das, nahe hinter der Schnauze beginnend, bis in die Nähe des Afters verläuft. Die Ränder sind auch wohl etwas dunkler gesäumt. Der Ohrfleck hebt sich wenig ab, dagegen deutlicher der Fleck am Oberam und die Querbebänderung der Hintergliedmaassen. Noch zeigt sich Uebereinstimmung mit *R. arvalis* darin, dass die drüsigen Seitenwülste hell abstechen und zwischen ihnen und der leichten Fleckenbildung der Flanken eine ungefleckte Zone hinzieht. Die übrige Körperbeschaffenheit sagt aber aus, dass die Thiere zu *R. fusca* gehören. — (Ueber das „blaue Hochzeitskleid" der männlichen *Rana fusca* siehe später: Brunstveränderungen.)

Rana arvalis. Die Färbung der gesammten Oberseite ist (Dürigen) im Allgemeinen gelblichbraun, manchmal rothbraun, beim Männchen oft graubraun. An jeder Rückenkante entlang läuft ein hellerer weissgelber Drüsenwulst, in dessen Begleitung gern dunkel- oder schwarzbraune Tüpfel und Striche auftreten, während die eigentliche Rückenzone entweder ungefleckt ist oder dunkle Flecken aufweist, und die Flanken, d. h. unterhalb eines gewöhnlich fleckenfreien

helleren Längsfeldes, mit dunkelbraunen Flecken, Marmelbinden und Schnörkeln besetzt sind. Als charakteristisch für die echte *Rana arvalis* betrachtet Dürigen ein breites helles, gelbliches oder bräunliches, ungeflecktes, aber seitlich gern schwarz eingefasstes Band, das von der Schnauze ab über die Rückenmitte zum After hinzieht und dem gelben Rückgratsstreifen der typischen *Rana esculenta* entspricht, wie denn auch die beiden hellen Seitenwülste an die gelben Drüsenreihen dieser Art lebhaft erinnern. Die Kinnlade deckt ein ununterbrochener schwarzbrauner bis schwarzer, oberseits weiss oder gelblichweiss gesäumter Randstreifen bezw. Lippenstrich, mit dem ziemlich parallel von der Schnauze durchs Nasenloch zum Auge ein breiteres dunkelbraunes Zügelband sich abhebt, das sich hinterm Auge in den noch breiteren, oben bogig gerandeten, unterseits weisslich eingefassten dunkelbraunen Ohr- oder Schläfenfleck fortsetzt, während wiederum der dunkle Lippenstrich an seinem unteren Ende in dem mit ihm meist verbundenen langen, schmalen Streifenfleck des Oberarmes gewissermaassen einen Ausläufer besitzt. Die Hinterseite des Vorderbeines zeichnet ein, allerdings oft in Flecken aufgelöster dunkler Längsstreif, wogegen auf der Oberseite der Hinterbeine schmälere oder breitere dunkelbraune Querbänder und an der Aussenseite des Unterschenkels auch ein gleichfarbiger Streifen sich abheben; bei brünstigen Männchen erscheint häufig Gelb- oder Fleischroth zwischen der dunkeln Zeichnung auf den Hinterbacken und den Weichen, ausserdem an der Innenfläche des Unterschenkels, in der Achselgrube und an den Brustseiten. Der Bauch ist bei beiden Geschlechtern ungefleckt, weiss oder gelblichweiss, nur an der Kehle machen sich bisweilen einige graue Fleckchen bemerkbar. — Das Vorhandensein einer hellen Rücken-Mittelbinde, das von Dürigen als bezeichnend für die typische Form von *Rana arvalis* betrachtet wird, wird von anderen Autoren als Varietäts-Merkmal aufgeführt. Leydig entscheidet sich dahin, dass sein Vorkommen ein individuell wechselndes ist. Die Thiere, die ihn entbehren, besitzen nach Dürigen zwar die zwei hellen Drüsenwülste an der Rückenkante, die Rückenzone selbst ist aber nur dunkel gefleckt oder getigert, und zwar in verschiedener Art und Weise, und die Flecken bilden im Nacken eine ∧-förmige Figur. Uebergangsformen zwischen der gestreiften und der gefleckten Form kommen vor. (Ueber die blaue Verfärbung des brünstigen Männchens siehe später: Brunstveränderungen.)

Sehr charakteristisch für die Frösche ist die Art der Befestigung der Haut auf der Unterlage: nur in bestimmten Gebieten liegt sie derselben eng an und ist fester mit ihr verbunden, während sie in der Hauptsache den Körper nur lose umgiebt, stellenweise durch hohe, dünne Membranen mit ihm verbunden, nach deren Durchtrennung sie leicht abgestreift werden kann. Dies beruht auf der Entwickelung ausgedehnter subcutaner Lymphräume. Aus der Schilderung derselben in Theil II und den dort gegebenen Abbildungen (Fig. 134 bis 139) sind die Stellen loser und enger Befestigung der Haut leicht zu entnehmen.

3. Besonders modificirte Partieen der Haut.

3. Besonders modificirte Partieen der Haut.

An mehreren Stellen des Körpers erfährt der Bau der Haut eine besondere Modification, und es entstehen so Bildungen, die schon

makroskopisch von den übrigen Hautpartieen abstechen. Ihrem Charakter nach sind dieselben unter einander ebenso verschieden, wie ihrer functionellen Bedeutung nach. Es sind theils besonders verdünnte, theils besonders verdickte Partieen der Haut, theils Hautduplicaturen.

Kopf.

Ausgezeichnet durch solche modificirte Hautpartieen ist in erster Linie der Kopf, und hier wieder stehen die meisten zu Sinnesorganen in Beziehung. Zu nennen sind: der Stirnfleck über dem Stirnorgan; Cornea, Bindehaut, Nickhaut und oberes Lid am Auge; die *Membrana tympani* in der Ohrgegend. Alle diese Bildungen werden bei den Sinnesorganen behandelt werden. Dazu kommen die Oberlippenfalte, als Begrenzung des Mundeinganges (Theil III, S. 13 und 18), und beim Männchen von *Rana esculenta* die äufseren Schallblasen (S. 62).

Rumpf.

Am Rumpfe sind vor Allem die beiden auf dem Rücken herabziehenden Seitenwülste zu nennen, die besonders starker Entwickelung der Drüsen ihre Entstehung verdanken (siehe Hautdrüsen). Dazu kommen beim Weibchen von *Rana fusca* in der Brunstzeit noch die sog. Brunstwarzen (siehe Brunstveränderungen der Haut).

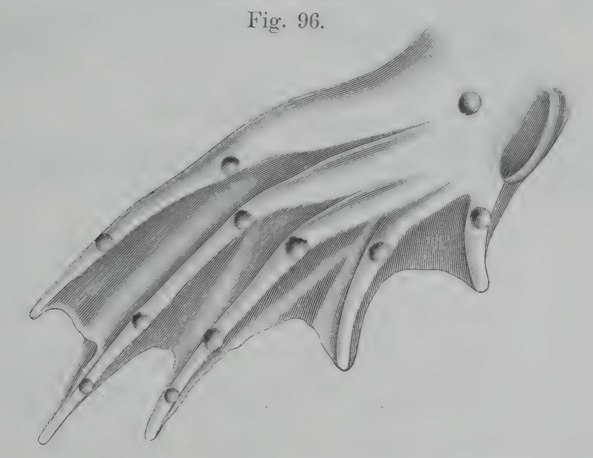
Extremitäten.

An den Extremitäten sind als besonders specialisirte Hautbildungen zu nennen: die volaren und plantaren Gelenkballen, der Fersenhöcker, die Schwimmhautbildungen, wozu als Veränderungen, die sich zur Brunstzeit ausbilden, noch die Daumenschwiele der Männchen und die Brunstwarzen der weiblichen *Rana fusca* kommen. Letztere beiden Bildungen finden unter den Brunstveränderungen genauere Darstellung.

1. *Tori articulares*, Gelenkballen (*Calla metacarpi et metatarsi*). Mit dem Namen *Tori articulares* will ich die kleinen rundlichen oder länglichen Wülste bezeichnen, die auf der Volarseite der Hand und auf der Plantarseite des Fusses gefunden werden (Figg. 96, 97; 99, 100). Sie sind bei unseren drei einheimischen Rana-Arten mässig entwickelt und springen nicht sehr stark vor. Die Anordnung der volaren oder palmaren Höcker ist gewöhnlich so, dass je ein Höcker an dem Metacarpo-Phalangeal-Gelenk des zweiten, dritten, vierten und fünften Fingers sitzt, dazu kommt an dem vierten und

fünften Finger noch je einer am ersten Interphalangealgelenk, von denen aber der des fünften Fingers oft sehr undeutlich ist. Manchmal, namentlich bei *Rana fusca*, sind auch noch an der Basis des vierten und fünften Metacarpale, oder im Verlauf des vierten Metacarpale, Andeutungen solcher Wülstchen vorhanden. Die beiden *Tori* an der Basis des vierten und fünften Metacarpale beschreiben Pflüger und Smith auch für *Rana arvalis*. Sie fehlen auf den Leydig'schen Figuren. — Die Anordnung der plantaren *Tori* stimmt zunächst darin im Princip mit der der volaren überein, dass an allen fünf Zehen je ein metatarso-phalangealer Ballen vorhanden ist. Die beiden ersten Zehen besitzen nur diesen; die dritte zeigt ausserdem noch einen Ballen am ersten Interphalangealgelenk, manchmal noch eine Andeutung eines ebensolchen am zweiten Interphalangealgelenk (siehe Fig. 96 nach Leydig, von *Rana esculenta*). Die vierte Zehe besitzt ausser dem metatarso-phalangealen Torus noch mindestens zwei inter-

Fig. 96.



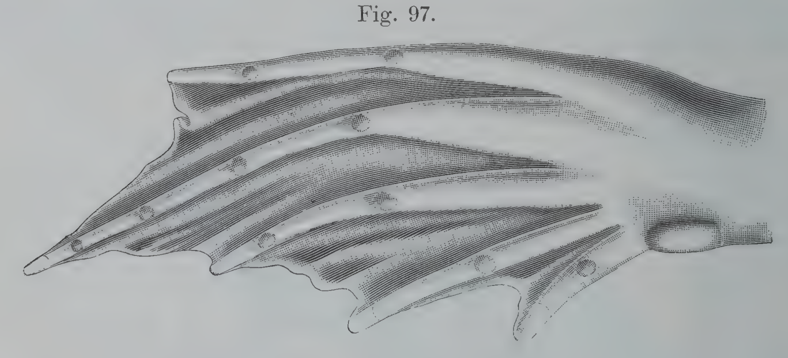
Linker Hinterfuss von Rana esculenta, kleines Männchen. Sohlenfläche. Nach Leydig.

phalangeale; ein Ballen am letzten Interphalangealgelenk, wie ihn Leydig für *Rana fusca* (Fig. 97) abbildet, ist nur schwach erkennbar. Die fünfte Zehe endlich besitzt ausser dem metatarso-phalangealen Höcker nur noch einen interphalangealen, am ersten Interphalangealgelenk. Zu diesen im Bereich der Zehen gelegenen Höckern kommt aber noch ein tarsaler, im Gebiet des distalen Endes des Tarsus, proximal von dem Interstitium zwischen dem vierten und fünften Metatarsale. Bei *Rana fusca* ist dieser Höcker manchmal undeutlich, und nur durch einen weisslichen Fleck der Haut angedeutet. Daher fehlt er auf der Fig. 97 (nach Leydig). Häufig genug habe ich auch

bei *Rana fusca* den tarsalen Hautballen sehr gut entwickelt gesehen.

2. Fersenhöcker. Mit dem wenig glücklichen Namen Fersenhöcker (besser ist Mittelfusshöcker) wird bei den Batrachiern ein Höcker bezeichnet, der sich am Innenrande des Hinterfusses findet, und der in Grösse und Form mannigfache Verschiedenheiten, besonders nach Species, darbietet. Makroskopisch betrachtet stellen sich die Unterschiede so, dass er (Leydig) bei *Rana esculenta* (Fig. 96 a. v. S.) bedeutend vorspringt und dabei seitlich zusammengedrückt oder schaufelförmig ist, bei *Rana arvalis* in ähnlicher Weise kräftig entwickelt und ebenfalls seitlich comprimirt, schaufelförmig gestaltet ist, während er bei *Rana fusca* (Fig. 97) schwach und weich ist und die Gestalt eines einfach länglichen Wulstes besitzt. Dem Höcker liegt

Fig. 97.



Linker Hinterfuss von Rana fusca, Männchen. Sohlenfläche. Nach Leydig.

das knorplige Skeletstück (resp. die Skeletstücke) zu Grunde, das in Theil I, S. 94, als Praehallux beschrieben wurde; die Haut über demselben ist besonders verdickt. (Über die Auffassung des Fersenhöckers als einer „sechsten Zehe“ siehe Theil I, S. 81.)

3. Schwimmhautbildungen. Zwischen den fünf Zehen jedes Fusses spannen sich Hautduplicaturen, Schwimmhäute, aus, die mit einem freien und scharfen distalen Rande aufhören. Sie zeigen nach Species einige Verschiedenheiten. Als charakteristisch für *Rana esculenta* gilt (Leydig), dass die Schwimmhaut als Ganzes vollkommen ist, d. h. die längste (vierte) Zehe bis zur Spitze umsäumt. Zudem ist sie dickhäutig. *Rana fusca* besitzt eine fast vollkommene Schwimmhaut; an der längsten Zehe geht der Saum der Schwimmhaut bis zur Wurzel des letzten Gliedes. Beim Männchen ist sie nach Leydig derber und vollkommener als beim Weibchen. *Rana arvalis*

endlich besitzt eine noch unvollkommenere Schwimmhaut, die an der längsten Zehe beim Männchen bis zum vorletzten Glied geht, beim Weibchen die drei letzten Glieder frei hervorstehen lässt (Steenstrup). Diese Unterschiede zwischen *Rana fusca* und *Rana arvalis* sind aber nach Pflüger und Smith nicht constant.

An der vorderen Extremität sind Andeutungen von Schwimmhautbildungen vorhanden und zwar in Form von schmalen Hautsäumen, die bei *Rana esculenta* am zweiten und dritten Finger (am Radialrande breiter als am Aussenrande), bei *Rana fusca* am Radialrande des vierten Fingers sich finden (Figg. 98, 99).

Dass die Schwimmhautbildungen am Fusse im Dienste der Locomotion, speciell des Schwimmens, stehen, bedarf keiner Erörterung. Ihre bessere Ausbildung bei *Rana esculenta* gegenüber den braunen Arten charakterisirt jene Form als den typischen Wasserfrosch, diese als Formen, die nur zeitweise ein Wasserleben führen. Auf die sexuellen Differenzen in der Ausbildung der Schwimmhaut bei den beiden braunen Arten (beim Männchen besser als beim Weibchen) hat Steenstrup (1846) hingewiesen, und daraus gefolgert, dass die Männchen mehr an das Wasser gebunden sind als die Weibchen, — ein Schluss, der durch andere Beobachtungen bestätigt wird.

4. Lebenserscheinungen (sichtbare Veränderungen) der Haut.

4. Lebenserscheinungen (sichtbare Veränderungen) der Haut.

Zu den makroskopisch erkennbaren Erscheinungen, in denen sich das Leben der Haut äussert, gehören vor Allem die Häutung, der Farbenwechsel, die Brunstveränderungen. Dazu könnte man noch die unter bestimmten Verhältnissen lebhafter werdende Drüsensecretion rechnen, auf die jedoch erst später einzugehen ist.

a) Die Häutung.

a) Die Häutung.

Die Haut unterliegt, anscheinend in bestimmten Zwischenräumen, einem Häutungsprocess, wobei die oberste Schicht der Epidermis in Fetzen abgestossen wird. (Genaueres hierüber folgt später.) Wenn in den Froschbehältern meist nur kleinere abgestossene Hautfetzen gefunden werden, so ist das vielleicht, nach der Vermuthung von Schuberg (1893), eine Folge der Gefangenschaft, die wahrscheinlich auch eine Beschleunigung des ganzen Processes bewirkt. Bei besser gehaltenen Unken erhielt Schuberg einmal ein Stück, das beide Hinterbeine und die Hälfte des Rumpfes umfasste. Derselbe Beobachter fand einmal im Magen einer *Rana esculenta* einen sehr grossen zusammengeballten Klumpen abgeworfener Haut, — wie denn

bei manchen Amphibien beobachtet worden ist, dafs sie die eben abgeworfene Haut aufzehren.

b) Der Farbenwechsel.

b) Der Farbenwechsel.

Alle Frösche und Kröten besitzen das Vermögen des Farbenwechsels, und vielfach haben augenblickliche besondere Verfärbungen der Haut Anlass gegeben zur Aufstellung besonderer Varietäten (Leydig 1877). Am bekanntesten und häufigsten studirt ist dieser Farbenwechsel bei *Hyla arborea*, doch mangelt er, wie gesagt, auch den drei einheimischen Rana-Arten nicht.

Der Wechsel der Farbe tritt unter verschiedenen äusseren Bedingungen ein und macht sich in verschiedener Weise bemerkbar.

Eine Veranlassung dafür bietet vor Allem die Brunst (Ausbildung des „Hochzeitskleides"), die auch sonst Alterationen im Verhalten der Haut hervorruft. Sie werden im Zusammenhange im nächsten Abschnitt zur Sprache kommen.

Aber auch ausserhalb der Brunstperiode werden Farbenveränderungen beobachtet, die unter dem Einflusse verschiedener äusserer Bedingungen durch Vermittelung des Nervensystems auftreten. Sie beruhen auf Veränderungen in der Vertheilung der Farbstoffe, die in besonderen, nervösen Einflüssen unterworfenen Zellen der Haut (Chromatophoren) eingeschlossen sind. Ueber den Farbenwechsel der einheimischen Frösche, und die Factoren, die dabei mitspielen, sind vielfach Beobachtungen angestellt worden (Rösel von Rosenhoff, Dugès, Brücke, Axmann, v. Wittich, L. Meyer, R. Virchow, Harless, Lister, Hering und Hoyer, Leydig, Bimmermann, Biedermann u. A.). Bei den diesbezüglichen Angaben handelt es sich theils um Mittheilung von zufällig in der Natur gemachten Beobachtungen, theils um die Ergebnisse besonderer, systematisch angestellter Versuche, die den Einfluss der verschiedensten Bedingungen (Temperatur, Feuchtigkeit, Licht oder Dunkelheit, Nervenreizung, Gifte) ermitteln sollten. Im Speciellen können diese erst später zur Sprache kommen, in Verbindung mit der Frage nach dem Mechanismus, durch den der Farbenwechsel bedingt wird. Nur einige Punkte sind hier schon zu erwähnen.

Rana esculenta. Die Grundfarbe von *Rana esculenta* kann sehr viele verschiedene Farbentöne durchlaufen, vom Hellgrünen zum Dunkelgrün, Schwarzgrün, Braungelb, Bronzefarbig, Braun, schmutzig Schwärzlich. v. Wittich sah *Rana esculenta* durch intensives Sonnenlicht fast citronengelb werden; Thiere, die bei Beginn des Versuches hellgrün waren, wurden bei länger dauerndem Licht-

abschluss dunkler, blattgrün, blassten aber im hellen Tageslicht bald wieder ab. Frösche, die sich längere Zeit im Moos zum Winterschlaf vergraben hatten, erschienen braun bronzirt; ebenso giebt v. Wittich an, dass länger dauernde Nahrungsentziehung eine graubraune Verfärbung der vorher grünen Haut zur Folge hat. Von den sonstigen zahlreichen Angaben mögen noch einige von Leydig (1876) gemachte Aufzeichnungen hier Platz finden. Derselbe sah an kälteren windigen Tagen, besonders gegen den Herbst hin, namentlich die jüngeren Thiere von *Rana esculenta* nicht grün, sondern schwärzlich, ja an trüben, kalten Octobertagen konnte alles Grün und Gelb so geschwunden sein, dass man diese Frösche nach der einfach dunkeln Rückenfarbe kaum für *Rana esculenta* genommen hätte. Brachte Leydig solche Thiere mit nach Haus, so hellten sie sich im geheizten Zimmer wenigstens bis ins Bronzefarbige auf. — Thiere, die in kühlem Quellwasser lebten, fand Leydig alle von bronzebrauner Färbung, durchsetzt von dem mittleren gelblichen und den zwei hellen bronzenen Seitenstreifen. Mehrere davon, in eine Botanisirkapsel gesteckt, erschienen am anderen Morgen beim Oeffnen der Kapsel mit grüner Rückenfarbe. — Auch für sehr schnelle Veränderung der Farbe sah Leydig Beispiele an jungen einjährigen Thieren von *Rana esculenta*, die über Nacht in einer Blechkapsel gehalten waren. Als sie am Morgen einzeln herausgenommen wurden, zogen sich die zunächst grossen und matten blassen Flecke der Schenkelhaut, sowie sie vom Licht getroffen wurden, fast plötzlich zu satt dunkelbraunen, um die Hälfte und mehr sich verkleinernden Flecken zusammen. — Auch an den oben (S. 447) erwähnten blauen Esculenten beobachtete Leydig einen sehr rasch vor sich gehenden Farbenwechsel. Die Thiere sollten ins Freie ausgesetzt werden und wurden zu diesem Behufe „im doppelten Dunkel eines Säckchens und der Rocktasche“ in den Garten getragen. Wie nun — es war Mittags bei hoher Sonne und heisser Luft — auf die aus dem Dunkel hervorgeholten Frösche Licht und Wärme plötzlich einwirkten, änderte sich auch die Farbe gleich plötzlich um: die den Augenblick zuvor dunkelblauen Thiere wurden mit einem Schlage weiss, welches Aussehen aber bald wieder in Bläulichweiss überging.

Rana fusca. Auch *Rana fusca* ist vielfach bezüglich ihres Farbenwechsels studirt und beobachtet worden. Die Grundfarbe der Haut kann schwanken vom Hellgelben oder Citronengelben zum Gelbbraun, Braun und ganz dunklem Schwarzbraun. Leydig bemerkt, dass das Farbenkleid dieser Art schon nach der Jahreszeit verschieden ist, entsprechend dem Linné'schen „*Vere aquatica*, *aestate terrestris*“. Das Thier im Wasser während der Laichzeit ist nach Leydig dunkel, das Männchen mehr als das Weibchen; später beim Landleben hellt sich die Farbe sehr auf, fällt aber bei gewissen Gelegenheiten wieder schnell ins Dunkle zurück. An echten Sommertagen fing Leydig Exemplare, deren Grundfarbe auf dem Rücken ein auffallend lichtes Grau oder Gelb war. Ueber Nacht im Käfig gehalten, waren sie am anderen Morgen ganz dunkel geworden. Bei rauhem Nord-Ost fand Leydig die *Rana fusca* im Felde oder an Waldrändern von ganz dunkler Hautfarbe. Ganz schwärzliche Thiere, zur Winterzeit aus dem ungeheizten Raum in das geheizte Zimmer gebracht, wurden innerhalb zweier Stunden zu ganz hellgelblichen. Von sonstigen Beobachtungen ist besonders die eine von Wichtigkeit, dass jeder Eingriff, durch welchen ein dunkel gefärbter Frosch in lebhaftere Erregung versetzt wird, auch stets zu einer mehr oder weniger bedeutenden Aufhellung der gesammten Haut Anlass giebt (Biedermann). Sie zeigt besonders deutlich den Einfluss des Nervensystems auf die Färbung, einen Punkt, dessen genauere Betrachtung später folgen soll. — Noch mag die blaue

Verfärbung der Kehle des Männchens zur Brunstzeit erwähnt sein (siehe den nächsten Abschnitt).

Rana arvalis. Auch an *Rana arvalis* konnte Leydig Farbenveränderungen wahrnehmen. Beim Sinken der Temperatur dunkelt der Frosch sehr stark in der Grundfarbe; doch bleibt die Zeichnung auch jetzt noch eine viel lebhaftere, als sie bei *R. fusca* ist, insbesondere durch die weissen Seitenwülste, den weissen Streifen am Oberkiefer und die weissgelben Warzen an den Flanken. — Sehr auffallend ist ferner gerade bei *Rana arvalis* der blaue Reif, der die Haut des Männchens zur Brunstzeit überzieht (Steenstrup, v. Siebold).

c) Die Brunstveränderungen der Haut.

c) Die Brunstveränderungen der Haut.

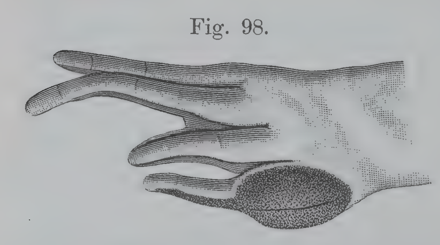
Zur Brunstzeit zeigt die Haut der Frösche eine Anzahl von Brunstveränderungen, die theils in der Ausbildung besonderer Hautorgane (Daumenschwiele und Brunstwarzen), theils in dem Auftreten einer Hautschwellung und Verfärbung (Hochzeitskleid) bestehen.

1. Die Daumenschwiele.

1. Die Daumenschwiele.

Die Ausbildung der Daumenschwiele ist eine Brunstveränderung, die den Männchen aller drei einheimischen Frosch-Species zukommt, und die zweifellos in einer directen Beziehung zum Begattungsact steht: sie ist bestimmt, dem Männchen das Festhalten des Weibchens bei der Begattung zu erleichtern. Es handelt sich um eine Wulstbildung, die sich zur Laichzeit entwickelt und dann wieder verschwindet. Das Hautgebiet, in dem sich die Daumenschwiele ausbildet, ist das, welches den rudimentären Daumen und den Radialrand des zweiten Fingers bedeckt. Dieses Hautgebiet erscheint zur Laichzeit, abgesehen von seiner Verdickung, besetzt mit dicht stehenden dunkel gefärbten (braunen oder schwarzen) Erhebungen, „Papillen". Die Figg. 98, 99, 100 zeigen die Daumenschwielen der drei einheimischen Rana-Arten nach Abbildungen von Leydig, der auch in diesem Merkmale charakteristische Unterschiede der einzelnen Arten erkennt.

Fig. 98.

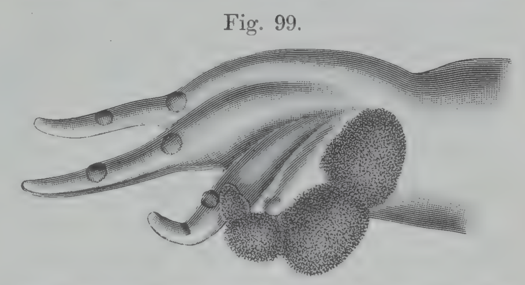


Rechter Vorderfuss der männlichen Rana esculenta. Nach Leydig.

Die Daumenschwiele von *Rana esculenta* (Fig. 98) zur Zeit der Brunst ist nach Leydig mässig stark entwickelt, und erstreckt sich gleichmässig, ohne in einzelne Abtheilungen zerlegt zu sein, über den Pollex und den radialen Rand des zweiten Fingers bis zur Endphalanx desselben. Die einzelnen papillären Erhebungen auf ihr sind mässig

hoch und dick. Massiger entwickelt ist die Daumenschwiele von *Rana fusca* (Fig. 99), die zur Brunstzeit von fast schwarzer Farbe sein kann. Sie zerfällt in vier Abtheilungen, von denen die erste dem Pollex-Rudiment, die zweite der distalen Hälfte des Metacarpale des zweiten Fingers (mit der bekannten Tuberositas), die dritte der ersten, und die vierte der zweiten Phalanx des zweiten Fingers entspricht. (Der zweite Finger besitzt nur zwei Phalangen!) Die Papillen sind hoch und dick. Die Daumenschwiele von *Rana arvalis* endlich (Fig. 100) wird von Leydig als gering entwickelt, grau, und ohne Abtheilungen bis zur letzten Phalanx ausgedehnt geschildert. Die Papillen fand Leydig sehr fein und niedrig. Diese Schilderung gilt aber, was Leydig selbst bemerkt, nicht für den Zustand der vollsten Entwickelung der Schwiele während der Brunstzeit; in dieser ist die Daumenschwiele vielmehr auch bei *Rana arvalis*, wie Pflüger und Smith an Exemplaren aus Breslau fanden, kohlschwarz und wie bei *Rana fusca* in vier Inseln zerfallend, die nur durch Halbinseln zusammenhängen. Die Papillen sahen die genannten Forscher als ebenso mächtige derbe Wärzchen, wie bei *Rana fusca*.

Fig. 99.



Linker Vorderfuss der männlichen Rana fusca. Nach Leydig.

Fig. 100.

Linker Vorderfuss der männlichen Rana arvalis. Nach Leydig.

Die functionelle Bedeutung der Daumenschwiele war schon Swammerdam bekannt: sie dient dazu, dem Männchen das Festhalten des Weibchens bei der Begattung zu erleichtern (siehe S. 289). Die Daumenschwiele wird bei der Begattung fest gegen die schlüpfrige Haut der Brust des Weibchens gepresst. Dem Secret, das die zahlreichen Drüsen der Daumenschwiele absondern (siehe später: Bau der Daumenschwiele), schreibt Walter die Bedeutung zu, die durch die Umarmungen des Männchens vielfachen Reibungen und einem bedeutenden Drucke ausgesetzte Brust des Weibchens vor Entzündungen und deren Folgen zu schützen.

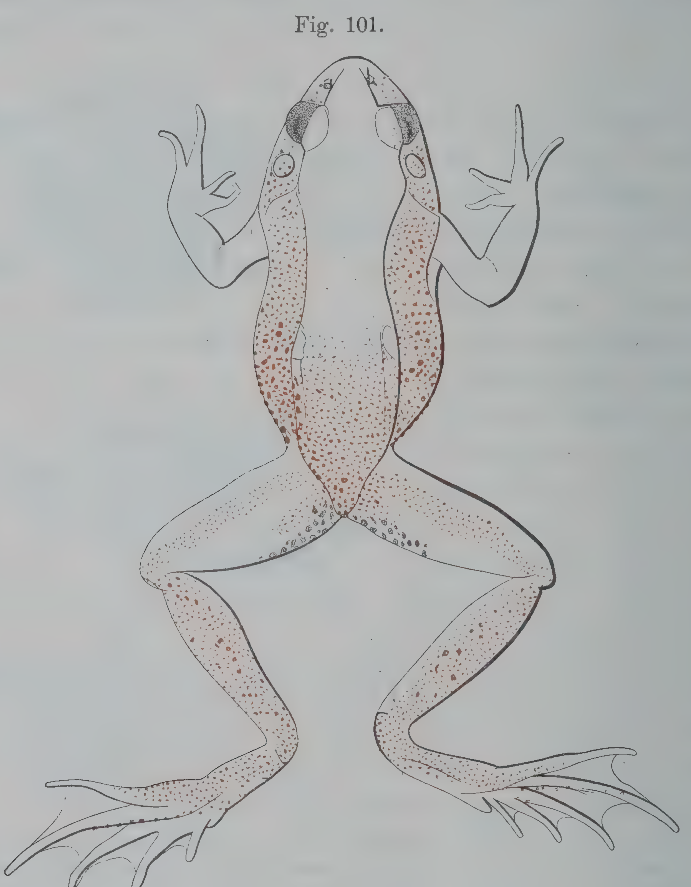
2. Die Brunstwarzen.

2. Die Brunstwarzen.

Ebenfalls als in directer Beziehung zum Begattungsgeschäft stehend sind die Höcker oder Warzen zu betrachten, die schon vor

sehr langer Zeit Leydig (1853) bei den Weibchen von *Rana fusca* während der Brunstzeit constatirte. Durch die Bezeichnung Brunstwarzen hat Huber (1887) jene functionelle Beziehung zum Ausdruck gebracht. Huber hat sie auch, allerdings in geringerer Ausbildung, bei zwei Weibchen von *Rana arvalis* constatirt und sie überhaupt am genauesten behandelt, so dass ich seiner Darstellung hier folgen kann.

Fig. 101.



Schema der Vertheilung der Brunstwarzen beim Weibchen von Rana fusca. Die rothen Punkte entsprechen den Brunstwarzen, die schwarzen den flachen Erhebungen der Analgegend. Natürliche Grösse. Nach O. Huber.

Es handelt sich um einen Hautausschlag auf der Oberseite des Körpers, der aus sandkorn- bis stecknadelkopfgrossen, perl- oder kegelartigen Warzen von weisser oder blass rosa Farbe besteht. Dieselben sind (Fig. 101) am grössten und zahlreichsten an den Seiten des Rumpfes vom Drüsenwulst abwärts bis zur Grenze zwischen dem dunkeln

Rücken- und dem hellen Bauchcolorit. Von hier aus erstrecken sie sich, an Grösse schnell abnehmend, auf den Ohrfleck und das Trommelfell, auf dem sie meist eine kranzförmige Figur bilden, in ausgeprägten Fällen selbst über und unter dem Auge hinweg auf die Seitentheile der Schnauze bis zur äusseren Nasenöffnung. Medianwärts überschreiten sie die Seitenwülste erst in der hinteren Hälfte, um, etwa vom vorderen Rande der Beckenknochen an, die hintere Rückenfläche zu erfüllen. Seitlich von der Afteröffnung, in deren Umgebung sie sehr gross und dicht angeordnet sind, gehen sie ohne scharfe Grenze in die flachen Erhebungen der Analgegend über (in Fig. 101 schwarz bezeichnet), die, nur durch zahlreiche und grosse Drüsen bedingt und meist mit kleinen secundären Höckern besetzt, auf die Unterseite des ersten Oberschenkeldrittels übergreifen. Ueber den Oberschenkel ziehen die Brunstwarzen ziemlich nahe und parallel seinem Vorderrande in Gestalt einer schmalen Binde hinweg; dagegen bedecken sie in stattlicher Zahl und mannigfacher Grösse die ganze Oberseite der Haut des Unterschenkels, des Tarsus und der fünften Zehe. Bei einzelnen Exemplaren fanden sie sich auch auf der Haut der Beugeseite des dritten und vierten Metatarsale. Dagegen waren nur sehr selten vereinzelte Wärzchen auf der Oberseite der vorderen Extremitäten zu bemerken.

Huber ist, auf Grund des später zu beschreibenden Baues der Brunstwarzen, der Ansicht, dass dieselben specifische Nervenendapparate darstellen, die eine modificirte Druckempfindung, die Empfindung der Wollust, vermitteln. Dafür spricht ihm auch die wiederholt gemachte Beobachtung, dass bei den in Folge der Fluchtversuche des Weibchens oft unruhigen Bewegungen des Männchens gerade die mit jenen Warzen bedeckten Hautstellen des Weibchens von dem Männchen, und zwar vorzugsweise mit seinen hinteren Extremitäten, gestreift werden.

3. Das Hochzeitskleid.

3. Das Hochzeitskleid.

Endlich sind Veränderungen der Haut zu nennen, die sich zur Fortpflanzungszeit entwickeln und unter der Bezeichnung Hochzeitskleid zusammengefasst werden können. Sie bestehen nicht nur im Auftreten von besonderen Schmuckfarben, sondern auch in eigenartigen Umbildungen des Coriums und der Epidermis.

Am längsten und besten bekannt ist die blaue Verfärbung der Haut, der „blaue Reif“ oder „blaue Nebel“, den die Männchen von *Rana arvalis* zur Brunstzeit zeigen.

Schon Steenstrup, der zuerst die *Rana arvalis (Rana oxyrrhinus)* genau beschrieb, machte (1846) auf diese Eigenthümlichkeit aufmerksam; Siebold (1852)

bestätigte sie und hob sie als Unterscheidungsmerkmal gegenüber *Rana fusca* besonders hervor. Zugleich gab er an, dass die Färbung nur vorhanden sei, so lange sich die Männchen im Wasser befänden, dagegen verschwinde, sowie sie sich aufs Land begeben. Dass letzteres nicht nothwendig der Fall zu sein braucht, berichtet Ecker (1864 in der ersten Auflage des ersten Bandes dieses Werkes), der im Uebrigen den blauen Reif bestätigt. Leydig (1885) sah ihn bei einem Männchen erst eintreten, als dasselbe ins Wasser gebracht wurde und sich begattete; nach einigen Stunden war der Reif verschwunden und das Thier sehr dunkelfarbig geworden. Das betreffende Thier stammte aus Breslau, wo ich selbst die blau gefärbten *Ranae arvales* vielfach gesehen habe, und war durch G. Born nach Bonn gesandt worden. Aufs Neue beschrieben wurde die fragliche Thatsache durch B. Haller (1885, 1886).

Die Männchen von *Rana fusca* zeigen ebenfalls ein ausgeprägtes Hochzeitskleid, bei dem die blaue Farbe eine Rolle spielt. Diese tritt aber vor allen Dingen an der sonst farblosen oder blass gefärbten Kehle auf, und schwankt vom Graublau bis zum ausgesprochenen Himmelblau. Doch kann auch ein leicht bläulicher Schimmer über den ganzen Körper hinzukommen.

Zuerst beobachtet wurde die Blaufärbung bei *Rana fusca* wohl durch Schiff (1855), genauer beschrieben aber erst durch Leydig (1877). Letzter constatirte auch die rasche Vergänglichkeit der Färbung. „Thiere mit schönster blauer Kehle in dem Augenblick, als sie aus dem Wasser gehoben wurden, hatten diese Zier fast völlig eingebüsst, als sie trocken, in einem Säckchen, nach Hause getragen wurden.“ „Von Neuem ins Wasser gesetzt, erschien nach einiger Zeit die bläuliche Färbung zurückgekehrt, doch nur wie in schwachem Anflug“ (Leydig 1877 und 1885). Nach dem Verlassen des Weibchens blasst der Schimmer allmählich ab.

Ausser dieser Verfärbung zeigt die Haut des brünstigen Männchens von *Rana fusca* noch eine eigenthümliche Anschwellung, die sich makroskopisch darin äussert, dass die Haut schwappig wird und namentlich an den Seiten herabhängt. Veränderungen des Coriums und der subcutanen Lymphsäcke sind, wie später genauer zu schildern sein wird, der Grund davon. Schon Roesel von Rosenhoff hat die fragliche Hautschwellung beobachtet, später wurde sie von A. F. Mayer beobachtet, genauer behandelt aber auch erst durch Fr. Leydig (1868).

Die Männchen von *Rana esculenta* zeigen der Regel nach die blaue Verfärbung zur Brunstzeit nicht; ihr Hochzeitskleid, wenn man überhaupt von einem solchen sprechen kann, ist lebhaft grün (siehe S. 447). Doch berichtet Schiff (1855), dass er auch bei der genannten Species die Blaufärbung beobachtet habe. Mit der Blaufärbung, die an den Esculenten bestimmter Gegenden fixirt ist (S. 447), hat der blaue Reif der Brunstzeit nichts zu thun.

Auch beim Weibchen von *Rana fusca* kann sich zur Brunst-

zeit eine Art Hochzeitskleid ausbilden, indem durch Zusammenfliessen von sonst isolirten rothbraunen Flecken Kehle und Bauch, ja selbst die Unterseite der Extremitäten schön rothbraun werden können (Leydig). Smith giebt an, eine hellere Kehlfärbung als ein fast constantes Merkmal weiblicher *Ranae fuscae* zur Laichzeit gefunden zu haben (siehe auch S. 355).

5. Function der Haut.

5. Function der Haut.

Von den mannigfachen Aufgaben und functionellen Beziehungen der Froschhaut sei hier nur einiges besonders hervorgehoben.

a) Schutz.

a) Schutz. Die elementarste Hautfunction ist die des Schutzes gegen die verschiedensten Einflüsse und Schädigungen. Da die Epidermis der Froschhaut, besonders aber ihre Hornschicht, nur sehr dünn ist, so kann sie als Schutzdecke nicht gerade eine sehr grosse Bedeutung besitzen; nur an einigen besonders exponirten Stellen ist auch die Epidermis verdickt und widerstandsfähiger. In höherem Grade kommt die feste Lederhaut für die Schutzfunction, namentlich gegenüber directen mechanischen Insulten, in Frage. Immerhin ist auch sie nur im Stande, geringeren Kräften Widerstand zu leisten, da sie der Einlagerung von wirklichen Hartgebilden, wie Kalk oder Knochen, entbehrt. Um so höher ist die Bedeutung der zahlreichen Hautdrüsen für den Schutz des Thieres zu bewerthen, deren Secret etwaigen Angriffen von Feinden abwehrend entgegenwirkt. Dazu kommt die Fähigkeit des Farbenwechsels, die durch die Ermöglichung einer Anpassung der Farbe an die Umgebung, als Schutzfunction eine Rolle spielt.

b) Respiration.

b) Respiration. Lange bekannt und vielfach studirt ist die respiratorische Function der Froschhaut. Und zwar wird bemerkenswerther Weise der Froschhaut die Fähigkeit zuerkannt, sowohl in der Luft, wie im Wasser den respiratorischen Gaswechsel zu vermitteln.

Dass überhaupt die Froschhaut, wenigstens mit einigen Partieen, im Stande ist, eine solche respiratorische Function zu übernehmen, folgt aus dem Vorhandensein einer besonderen *A. cutanea magna*, die ein Ast der *A. pulmo-cutanea* ist und demzufolge hochvenöses Blut führt (siehe Theil II, S. 281 u. ff., sowie S. 287 u. ff.). Thatsächlich scheint auch sowohl die Fähigkeit der O-Aufnahme als auch die der CO_2-Abgabe durch die Haut für die Luft wie für das Wasser sicher zu sein. Nur über den Umfang, in dem die Haut jene Function ausübt, und über die Bedeutung, die demzufolge die Hautrespiration für das Leben des Thieres besitzt, herrschen Controversen, und ein abschliessendes Urtheil darüber ist zur Zeit jedenfalls noch nicht möglich. — Die Fähigkeit der Frösche, in der Luft durch Vermittelung der Haut zu athmen, ist in Untersuchungen von Spallanzani, William Edwards, Joh. Müller, Schiff, Panizza, Regnault und Reiset, Donders, Heinemann, Berg, P. Bert, Klug, Marcacci u. A. behandelt worden. Auf eine Anzahl von Fehlerquellen, die bei den Versuchen früherer Beobachter in Frage kommen, aber bei den Schlussfolgerungen nicht berücksichtigt worden sind, hat schon Klug (1884) hingewiesen; ihnen gesellt sich noch hinzu, dass die erst in neuerer Zeit bekannt gewordene Mundhöhlen-Respiration von den früheren Autoren bei ihren Schlussfolgerungen ganz ausser Acht gelassen worden ist. Aus Klug's eigenen Versuchen geht jedenfalls hervor, dass die Froschhaut grosse Mengen von Kohlensäure abzuscheiden im Stande ist (nach Klug besorgt

sie sogar in den Wintermonaten die Kohlensäureausscheidung allein). Wenn aber Klug aus seinen Versuchen zu dem Schlusse kommt, dass die Lungenathmung im Vergleiche zu der Hautathmung immer nur eine geringe Bedeutung besitzt, ja dass sie zur Erhaltung des Gaswechsels beim Frosch überhaupt ungenügend sei, so möchte ich dagegen die Frage erheben, ob bei der Anordnung der Klug'schen Versuche, bei denen die Frösche mit dem Kopf in die Oeffnung einer Kautschukplatte eingepresst waren, für die Thiere überhaupt die Möglichkeit bestand, ihre Lungen zur Athmung zu gebrauchen. — Marcacci bewerthet im Gegensatz dazu die Bedeutung der Hautathmung (in der Luft) erheblich geringer, als seine Vorgänger, und zwar auf Grund der Thatsache, dass Frösche, die ihrer Lungen beraubt sind, zwar mehrere Tage leben, wenn ihnen die Mundhöhlenathmung freigegeben ist, dagegen schon nach einigen Stunden absterben, sobald die Mundhöhlenathmung verhindert wird (siehe auch S. 23). — Für den Aufenthalt unter Wasser hält Marcacci die Bedeutung der Haut als Respirationsorgan sogar gleich Null. Auch dies steht in schroffem Gegensatz zu den Angaben der früheren Autoren, von denen einige, besonders W. Edwards, Frösche sehr lange Zeit unter Wasser am Leben bleiben sahen. Nach Marcacci gehen die Thiere, die mit Gewalt unter Wasser gehalten werden, stets bald zu Grunde, und nur der Zeitpunkt des Todes variirt je nach der Temperatur und nach der Species. *Rana esculenta* ist eine der am wenigsten widerstandsfähigen Arten; sie lebte auch unter den besten Bedingungen nicht länger als drei bis fünf Tage; schon nach einer halben Stunde Untertauchens wurden die Thiere manchmal starr und unempfindlich. Den Grund für diese Erscheinungen und das Absterben selbst sieht Marcacci aber nicht allein in der Asphyxie direct, sondern auch in der starken Wasseraufnahme in die Gewebe, die bei jenen untergetauchten Thieren zu constatiren war, und die wohl als Folge der Asphyxie aufzufassen ist (s. u.). — Wie bedeutend der Einfluss der Temperatur auf die Fähigkeit der Frösche, unter Wasser zu leben, ist, zeigen besonders die Versuche von P. Bert (1870). Bei einer Temperatur zwischen 0 und 13° C. genügt danach der Sauerstoffgehalt des Wassers sehr lange zum Leben, während schon bei 19° C. das Sauerstoffbedürfniss ein viel grösseres war. Nach Semper (1880) sind Frösche, die durch ein unter der Wasseroberfläche des Aquariums angebrachtes Gitter verhindert werden, an die Oberfläche zu kommen und Luft zu schnappen, „auf diese Weise kaum zu tödten". Dagegen sah Dürigen (1897) verhältnissmässig rasch den Tod von Fröschen (*Rana esculenta*) durch Ertrinken eintreten, die in einer mit Wasser gefüllten Holzwanne sich befanden. Unfähig, an den glatten Wänden derselben sich zu halten, mussten sie schwimmend an die Wasseroberfläche zum Athmen kommen, dabei erlahmten allmählich ihre Kräfte und schliesslich ertranken sie.

c) Stoffwechsel.

c) Stoffwechsel. In den Dienst des Stoffwechsels tritt die Haut beim Frosch, indem sie sowohl Stoffe aufzunehmen, wie solche abzugeben vermag.

Die Fähigkeit der Froschhaut, Wasser nicht nur abzugeben, sondern auch solches in beträchtlicher Menge zu resorbiren, eine Fähigkeit, die sich darin ausspricht, dass die Frösche nicht trinken, sondern ihr ganzes, sehr beträchtliches Wasserbedürfniss durch Resorption mittelst der Haut decken, ist schon vor langer Zeit festgestellt worden, und zwar durch Townson (1795). „*Quam gravis ea*" (*i. e. utilitas cutis*) „*sit generi Ranae ejusque congeneri Salamandrae apparebit ex hac commentatione, ex qua intelligetur, cum ca animalia, quorum oeconomiam optime novimus, maximam liquidorum copiam recipiant ore, haec contra recipere cute sola, omni, quod ingerunt, fluido aquoso absorpto per cutem, bibunt enim nunquam, omnique pariter quod egerunt per eandem*

transspirante". Die Wassermengen, die die Froschhaut aufzunehmen und andererseits wieder zu verdunsten vermag, sind nach den von Townson, hauptsächlich an Laubfröschen, angestellten Versuchen und Wägungen ausserordentlich bedeutend, und dass in der That das Wasserbedürfniss der Frösche ein sehr grosses ist und von seiner normalen Befriedigung das normale Verhalten der Thiere wesentlich abhängt, geht ebenfalls aus jenen Versuchen hervor. Eine weibliche *Rana temporaria*, die Townson längere Zeit im Zimmer hielt, zeigte deutlich erkennbare Schwäche- und Verfalls-Erscheinungen, wenn sie eine Zeit lang des gewohnten Bades entbehren musste, und erlangte die alten Kräfte erst wieder, wenn ihr jenes gewährt wurde. Der deletäre Einfluss länger währender Trockenheit auf die Frösche ist auch sonst durch genug Beobachtungen sichergestellt. Die Haut wird somit auch kraft der resorptiven Fähigkeit zu einem für das Leben des Thieres ausserordentlich wichtigen Organe. Dass sie auch im Stande ist, Stoffe, die sich in wässeriger Lösung befinden, zu resorbiren, zeigten Wolkenstein (1875) u. A. Auf diese Fähigkeit der Haut ist dann auch, wie Leydig (1892) auseinandersetzt, die Anschwellung und wässerige Durchtränkung der Haut des Männchens von *Rana fusca* während der Brunstzeit zurückzuführen. Nothwendig muss man dabei, wie Leydig hervorhebt, annehmen, dass jener Vorgang sich nicht in rein mechanischer Weise vollzieht, sondern unter dem Einfluss des Nervensystems und der dadurch geregelten Contractilität der Gewebstheile steht. Mit dieser Wasser-Resorption durch die Haut bringt auch Leydig die starke Ausbildung der subcutanen Lymphräume in Zusammenhang, für die es ja sonst in der That schwer ist, eine Erklärung zu geben.

An dieser Stelle sind auch nochmals die schon erwähnten Beobachtungen von Marcacci (1895) zu berücksichtigen. Die unter Wasser untergetaucht gehaltenen Frösche nahmen bis zu ihrem Tode beständig, oft ganz enorm, an Gewicht zu; die Muskeln und die anderen Gewebe schwollen dabei durch Wasseraufnahme ungeheuer an. Magen und Blase können leer bleiben. Dass hier das Wasser durch die Haut aufgenommen war, ist somit wohl fraglos; Marcacci nimmt den ganzen Vorgang für pathologisch und führt ihn zurück auf vorläufig nicht genauer zu analysirende Störungen der Hautfunction, die ihrerseits durch die Asphyxie, die directe Folge des Untertauchens, bedingt seien. Die Vorgänge erscheinen aber bei Berücksichtigung der Townson'schen und vieler anderer Autoren Beobachtungen und Versuche unter etwas anderem Lichte, nicht als rein pathologisch, sondern nur als pathologische Steigerung eines an sich normalen Vorganges. Für die Beeinflussung der wasseraufnehmenden und -abgebenden Fähigkeit der Froschhaut durch verschiedene Factoren, auch das Nervensystem, sprechen auch noch andere, von Marcacci mitgetheilte Thatsachen.

Schliesslich ist in diesem Zusammenhange auch nochmals der Hautdrüsen zu gedenken, durch deren Secrete auch noch andere Stoffe als bloss Wasser aus dem Körper herausgeschafft werden. Wie gross die Menge des letzteren (des Wassers) ist, die von der Froschhaut abgegeben werden kann, lehren Experimente, wie die von Berg (1868): Gummi arabicum-Pulver, in dem Frösche wiederholt gewälzt wurden, verwandelte sich stets wieder in dicke Gummilösung, bis endlich der Tod des Thieres in Folge von Bluteindickung und Wasserentziehung aus allen Geweben eintrat.

d) Sinnesempfindung. Die Haut des Frosches ist reichlich versehen mit Nervenendigungen und somit für äussere Reize sehr zugänglich. Dieselben werden bei den Sinnesorganen besprochen werden. Auch in den Dienst einiger höherer Sinnesorgane tritt die Haut, indem sie Hülfsorgane derselben bilden hilft (*Mem-*

brana nictitans, Conjunctiva, Membrana tympani). Dass die höheren Sinnesorgane in ihrer Genese sehr wichtige Beziehungen zur Haut besitzen, sei hier kurz erwähnt; das Genauere kann auch erst bei den einzelnen Sinnesorganen zur Sprache kommen.

e) Locomotion. Der Antheil, den die Haut beim erwachsenen Frosch an der Locomotion nimmt, ist nicht gross und beschränkt sich auf die Bildung der Schwimmhäute zwischen den Zehen der Hinterfüsse. Bei den Larven in den ersten Tagen nach Verlassen des Eies ist die locomotorische Function der Haut mehr hervortretend, durch die Flimmerzellen der Epidermis (siehe embryonales und larvales Verhalten der Epidermis).

f) Geschlechtsthätigkeit. Sehr auffallend ist der Antheil, den die Haut an der Thätigkeit der Geschlechtsorgane nimmt. Die mannigfachen Veränderungen, die die Haut zur Brunstzeit zeigt, wurden schon oben als Brunstveränderungen im Zusammenhang dargestellt. Ist es auch noch nicht für alle möglich, mit Sicherheit anzugeben, ob sie wirklich als die Geschlechtsthätigkeit befördernd in Betracht kommen, oder ob sie nur Folge- und Neben-Erscheinungen derselben sind, so sind sie doch ein Ausdruck dafür, dass überhaupt eine Beziehung der Hautthätigkeit zum Generationssystem besteht.

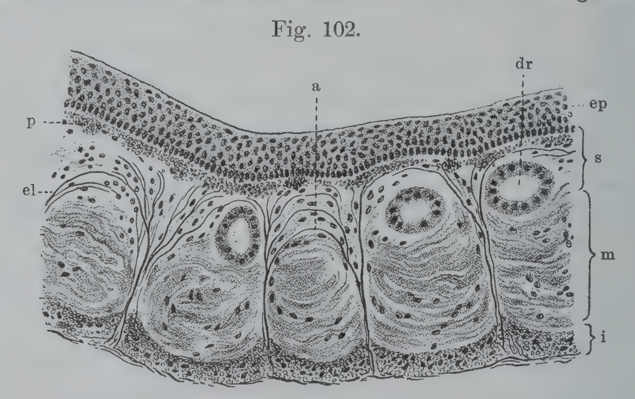
6. Allgemeiner Bau der Haut.

A. Die Schichten der Haut.

A. Die Schichten der Haut.

An der Haut sind zu unterscheiden: 1. die Epidermis oder die Oberhaut, von der auch die zahlreichen Drüsen ausgehen; 2. das

Fig. 102.



Querschnitt durch die Bauchhaut von Rana esculenta. 100/1. Nach W. Tonkoff.

ep Epidermis. p Pigment.
s Stratum spongiosum des Coriums. el Elastische Fasern.
m Stratum compactum des Coriums. a Anastomosen von solchen.
i Tela subcutanea. dr Drüsen.

Corium oder die Lederhaut, in deren oberste Schicht jene Drüsen eingelagert sind; 3. die Tela subcutanea oder das Unterhautgewebe.

1. Die Epidermis (Oberhaut).

1. Die Epidermis.

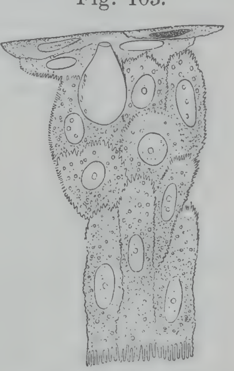
a) Bau der Epidermis.

a) Bau der Epidermis.

Die Epidermis besteht aus mehreren (fünf bis sieben) Lagen verschiedenartig gestalteter Zellen, von denen die oberste Schicht verhornt ist. Dies bedingt ihre Unterscheidung als *Stratum corneum* gegenüber den übrigen Schichten, die das *Stratum germinativum* bilden. Die Dicke der Epidermis ist an den einzelnen Stellen sehr verschieden: am Bauch und am Rücken z. B. ist sie erheblich dünner als etwa an der Hand und den Fingern. Hier wieder sind die *Tori articulares* durch ganz besonders dicke Epidermis ausgezeichnet. Die verschiedene Dicke beruht weniger auf einer verschiedenen Zahl der Zellenlagen, als auf verschiedener Grösse der Einzelzellen, wozu noch eine verschiedene Dicke der trennenden Zonen zwischen den einzelnen Zellen kommt.

α) Stratum germinativum, Keimschicht. (*Stratum mucosum*, Schleimschicht.) Zum *Stratum germinativum* sind alle Zellenlagen mit Ausnahme der obersten zu rechnen. Die untersten Zellen des *Stratum germinativum* sind hoch, cylinderförmig und an ihrer Basis wie zerfranst, d. h. mit zahn- oder stachelartigen Fortsätzen versehen, die zwischen kleine Fortsätze des Coriums eingreifen (Stieda 1865). Ganz besonders deutlich ist dies, wie ich mit Leydig finde, an den sehr hohen basalen Cylinderzellen auf den *Tori articulares* (Fig. 108). Die Zellen der über der basalen Schicht befindlichen Schichten sind sehr vielgestaltig, polyedrisch, nach oben zu immer mehr abgeflacht. Die Elemente der einzelnen Schichten greifen vielfach zwischen die der darunter und darüber befindlichen ein und zwar in den tiefgelagerten Schichten in höherem Maasse als in den oberen. Hier nimmt das Ineinandergreifen allmählich ab, und die oberste Schicht des *Stratum germinativum* begrenzt sich gegen das *Stratum corneum* durch eine nur wenig gezackte Linie (siehe *Stratum corneum*). Die Zellen hängen unter einander durch zahlreiche sehr feine Fortsätze, Stachelfortsätze, Intercellularbrücken, zusammen, zwischen denen Intercellularlücken („interspinale Lymphspalten" Aut.) bleiben.

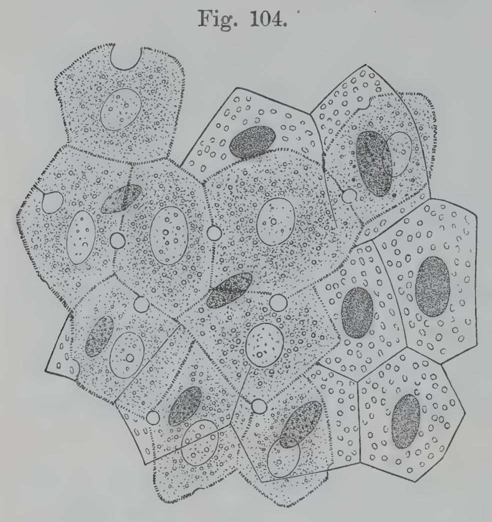
Fig. 103.



Senkrechter Durchschnitt durch die Epidermis einer Rana esculenta, von der Kopfhaut. 600/1. Nach F. E. Schulze.

Dies Verhalten, das häufig auch zwischen der obersten Schicht des *Stratum germinativum* und dem *Stratum corneum* nachweisbar ist, äussert sich auf Schnitten durch eine feine Strichelung der Trennungszone zwischen je zwei Zellen, während an den isolirten Zellen des *Stratum germinativum* die feinen Fortsätze der Oberfläche unmittelbar erkennbar sind und die Zellen selbst als Stachelzellen erscheinen lassen (F. E. Schulze 1867). An der niedrigen Epidermis des Bauches und des Rückens sind die Zellen klein und liegen eng an einander, die Trennungszonen sind schmal und die Strichelung ist schwerer erkennbar; sehr schön deutlich ist die letztere dagegen an den breiten Trennungszonen zwischen den grossen Zellen der Epidermis der Hand und der Finger, besonders an den *Tori articulares* (Fig. 108).

Fig. 104.



Die beiden obersten Zellenlagen der Epidermis einer Rana esculenta, vom Kopfe. 600/1. Nach F. E. Schulze. Die Stachelzellen gehören der zweiten Schicht an, die Zellen mit den geradlinigen Grenzen dem Stratum corneum. Zwischen den Zellen der zweiten Schicht liegen die Oeffnungen, die von den Hälsen der Flaschenzellen eingenommen waren.

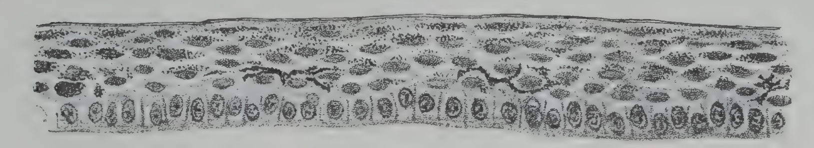
Der früheren Auffassung entsprechend waren die „Stacheln“ der Zellen nicht Intercellularbrücken, zwischen denen die Intercellularlücken bleiben, sondern Zellfortsätze, die in einander greifen und so eine innige Verbindung der Zellen unter einander herstellen sollten. Diese jetzt verlassene Auffassung kommt zum Ausdruck in der Fig. 103, nach F. E. Schulze.

Die dicht unter dem *Stratum corneum* gelegene Zellschicht ist in verschieden hohem Grade verhornt, um so mehr, je näher der Häutungsprocess bevorsteht. Da sie bestimmt ist, an Stelle des abzuwerfenden *Stratum corneum* zu treten, so bezeichnet Schuberg sie als Ersatzschicht. Unmittelbar vor der Häutung beginnt auch schon unter dieser Ersatzschicht eine neue Ersatzschicht sich zu bilden (Schuberg).

An manchen Stellen findet sich zwischen der obersten Schicht des *Stratum germinativum* und dem *Stratum corneum* eine schmale homogene glänzende Trennungszone, die keine Strichelung erkennen lässt. Ich möchte sie mit der Bildung der neuen Cuticula in Verbindung bringen (siehe *Stratum corneum*).

Die Zellen des *Stratum germinativum* können körniges braunes oder schwärzliches Pigment enthalten. In der basalen (Cylinderzell-) Lage wird es nur selten angetroffen, doch ist auch in den übrigen Lagen sein Vorkommen nur ein beschränktes. Genauer wird darauf später eingegangen werden.

Fig. 105.



Querschnitt durch die Epidermis von Rana esculenta, entsprechend einem schwarzen Fleck der Rückenhaut. Im Stratum corneum wie im Stratum germinativum findet sich körniges braunes Pigment; zwischen den Zellen des Stratum germinativum liegen Theile einiger Chromatophoren. 280/1.

In den tiefen Schichten des *Stratum germinativum* finden sich zahlreiche Mitosen. Aus ihrer grossen Anzahl und der Richtung ihrer Achsen schliesst S. Mayer, der auf diese Erscheinung zuerst aufmerksam gemacht hat, dass sie in Zusammenhang stehen mit einem innerhalb des Epithels selbst fortwährend erfolgenden Untergange von Zellen (siehe Sternzellen).

Sternzellen (Spinnenzellen). Durch verschiedene Behandlungsmethoden ist nachgewiesen worden, dass die Zellen des *Stratum germinativum* nicht immer die polyedrische Form besitzen, die sie nach Schnittbildern vermuthen lassen, sondern mannigfach gestaltet sein können. Unter den verschiedenen Formen ist eine durch kürzere oder längere Fortsätze ausgezeichnet und wird als Sternzelle beschrieben. Schon Leydig macht 1857 auf ihr Vorkommen aufmerksam; Eberth erwähnt ihrer 1869. Neuerdings (1892) sind diese Formen von S. Mayer besonders studirt worden. Mayer hält weitaus die Majorität der sternförmigen Zellen in den tiefen Schichten der Epithelien für Elemente, die an Ort und Stelle aus den gewöhnlichen Epithelzellen unter Veränderungen ihrer Zellsubstanz und ihrer Kerne entstanden sind. Der Beweis für diese Behauptung stützt sich auf Beobachtungen, in denen an gewöhnlichen Epithelzellen die ersten Veränderungen in der Form und im Aussehen der Zellsubstanz und des Kernes erkannt und so weit verfolgt werden konnten, bis schliesslich die nur schwer als Derivate von Epithelzellen zu entlarvenden fadenförmigen Gebilde zwischen den Zellen auftreten. Möglicher Weise besteht eine Beziehung dieser Elemente zu den Chromatophoren der Epidermis, wenigstens einem Theile derselben (siehe Pigmentirung der Epidermis).

In der Umbildung der gewöhnlichen Epithelzellen zu „Sternzellen“ erblickt S. Mayer einen Vorgang der Rückbildung, des Zugrundegehens der fraglichen Elemente. Welche Bedeutung diesem Processe selbst zukommt, ist noch nicht mit Bestimmtheit zu sagen; vielleicht sind die Zerfallsproducte der Zellen dazu bestimmt, in die der Ernährung des Epithels dienende Flüssigkeit aufgenommen zu werden. In diesem Falle würde es sich um eine Art von Secretionszellen handeln, die bei dem Vorgange der Secretion selbst aufgebraucht werden. Das hierdurch gegebene Deficit an Zellen wird fortwährend auf dem Wege leicht und zahlreich nachzuweisender mitotischer Kern- und Zelltheilung gedeckt. S. Mayer findet weiter, dass die Zahl dieser Mitosen, die schon oben (auf vor. Seite) erwähnt wurden, durchaus nicht wesentlich durch die Nahrungsaufnahme beeinflusst wird. Aus dieser Beobachtung darf geschlossen werden, dass Zellvermehrung und Zelleinschmelzung dem Epithel inhärente Vorgänge sind, die in weiten Grenzen von der Neuzufuhr von Nährmaterial unabhängig sind.

In diesem Zusammenhange ist auch eine besondere Auffassung über den Aufbau des *Stratum germinativum* der Froschepidermis zu erwähnen, zu der Kromayer (1897) gekommen ist, und in der die erwähnten Sternzellen eine Rolle spielen. Kromayer unterscheidet in der Froschepidermis zwei Arten von Zellen: 1. epitheliale Netzzellen (interstitielle Zellen), und 2. Hauptzellen (runde parenchymatöse Zellen). Die epithelialen Netzzellen, die den „Sternzellen“ von S. Mayer entsprechen, sind stern- oder besser spinnenförmig, mit oft sehr langen Ausläufern versehen, und bilden durch diese ein Netzwerk zwischen den Hauptzellen. Sie bestehen ferner aus einem Protoplasma, das ausserordentlich reich an Protoplasmafasern ist, und solche Fasern setzen auch die Ausläufer zusammen. Dagegen bestehen die Hauptzellen wesentlich aus sehr faserarmem Protoplasma, und nur ein peripherer Randsaum kann an ihnen durch dichtere Protoplasmafaserung ausgezeichnet sein. Zwischen der Peripherie der Hauptzellen und dem faserigen, durch die Netzzellen und ihre Ausläufer gebildeten interstitiellen Netze bleiben nun noch Lücken, nämlich die „interspinalen Lymphräume“ (Intercellularlücken), durch die hindurch die Stachelfortsätze (Intercellularbrücken) die verschiedenen benachbarten Zellen unter einander verbinden. In den Stacheln verlaufen ebenfalls Protoplasmafasern. Der faserige Randsaum und das ebenfalls faserige interstitielle Netz bilden dann zusammen ein „faseriges Netzgewebe“, in dem das faserarme Protoplasma der Hauptzellen wie ein Parenchym eingelagert ist. Die Differenzirung der Epithelzellen in Haupt- und Netzzellen ist am schärfsten in den unteren Schichten der Epidermis. Das faserige Netzwerk spielt auch eine Rolle bei der Deutung, die Kromayer den in der Epidermis gelegenen Chromatophoren giebt (siehe später).

Flaschenzellen. (Flaschenförmige Zellen, F. E. Schulze; Flaschenzellen, Pfitzner; Drüsenzellen, Eberth.) Zwischen den Zellen des *Stratum mucosum* finden sich eigenthümliche flaschenförmige Zellen, die einen unteren rundlichen oder eiförmigen Bauch und einen oberen schmäleren Hals besitzen (Fig. 103). Im unteren dickeren Theil liegt ein bläschenförmiger Kern. Der Hals hat seine Lage in einer kleinen rundlichen, scharf begrenzten Lücke, die entweder zwischen einigen Zellen der obersten Lage des *Stratum germinativum* liegt oder selbst in eine solche Zelle hineinrückt (Fig. 104; Fr. E. Schulze, Eberth).

Die Zellen erreichen also die freie Oberfläche der Epidermis nicht, sondern das *Stratum corneum* zieht über sie hinweg [Fr. E. Schulze; Pfitzner; Eberth (wenigstens für einen Theil der Flaschenzellen)].

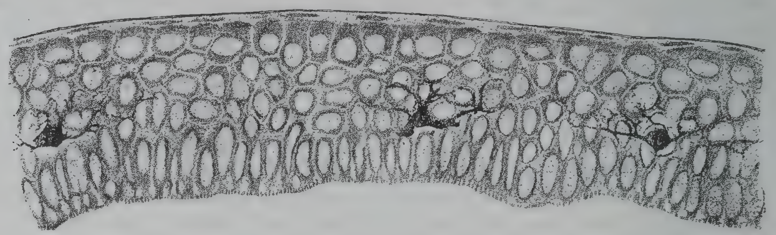
Die Bedeutung dieser Gebilde ist noch nicht ganz klar. Rudneff, der sie 1865 zuerst auffand, enthält sich eines Urtheils darüber; im Übrigen gab er an, dass der Hals der meisten dieser Gebilde frei an der Oberfläche der Epidermis hervortritt, und nur bei einigen von der äussersten Schicht der Epidermis bedeckt wird. Letzteres (dass die Hornschicht über die Flaschenzellen hinwegzieht) behauptet Fr. E. Schulze für alle Flaschenzellen. Die Bedeutung der letzteren sieht Schulze darin, dass sie zum Häutungsprocess in Beziehung stehen, und zwar sollen sie das Secret liefern, durch welches periodisch die oberste Zellschicht aus ihrer Verbindung mit der darunter gelagerten gelöst wird. Auch Eberth schreibt den Flaschenzellen („Drüsenzellen") eine secretorische Function zu; nach ihm münden aber die ausgebildeten Formen wirklich an der Oberfläche der Epidermis; die in der Tiefe gelagerten sollen nur die jugendlichen Stadien darstellen. Zu einer ganz anderen Auffassung der fraglichen Elemente ist Pfitzner (1880) gekommen. Nach ihm sind sie umgewandelte Epidermiszellen, die stets unterhalb des *Stratum corneum* gelagert und mit den Zellen desselben sehr fest verbunden sind. Sie haben nicht eine secretorische, sondern eine mechanische Function, der Art, dass sie das *Stratum corneum* fest mit dem *Stratum mucosum* verbinden. Wie die Zellen des *Stratum corneum* haben sie alle specifische Lebensenergie verloren, was namentlich gegen Ende ihres Lebens bei der jedesmaligen Häutung recht deutlich wird. „Sie haben dann auch bedeutend an Volumen verloren, sehen verschrumpft aus; mit Saffranin färbt sich ihr ganzer Zellinhalt intensiv roth und behält diese Farbe auch nach längerem Liegen in Spiritus, eine Eigenschaft, die auf eine Art Verhornung hinzudeuten scheint." Pfitzner constatirte, wenigstens bei Salamandra, dass die Flaschenzellen sich überhaupt so verhalten, als ob sie zur Hornschicht, und nicht zur Schleimschicht gehören. Sie entstehen und vergehen mit jener und sind fest mit ihr verbunden. Dies und der Umstand, dass sie (bei Salamandra) regelmässig über die ganze Epidermis vertheilt sind, nimmt Pfitzner zu Gunsten seiner Auffassung in Anspruch. (Für *Rana fusca* hat Leydig 1876 allerdings bemerkt, dass sie nicht gleichmässig über die Haut verbreitet sind, sondern vielmehr eine bestimmte Vertheilung einzuhalten scheinen.)

Chromatophoren (Fig. 106 a. f. S.). Zwischen den Zellen des *Stratum germinativum* können sich besondere verästelte braune Pigmentzellen finden. Sie besitzen einen rundlichen Körper und lange verzweigte Fortsätze. Das Pigment ist braun, körnig. Des Genaueren wird hierauf später eingegangen werden, ebenso auf die vielen Controversen unterliegende Frage, welcher Natur und Herkunft diese Pigmentzellen sind.

Wanderzellen. Die oben erwähnten Sternzellen, die von S. Mayer (wenigstens zum Theil) und von Kromayer als autochthone Elemente der Epidermis betrachtet werden, sind wohl dieselben, die andere Autoren als fremde, eingewanderte Gebilde angesprochen

haben. So geschah es durch Eberth (1869), der sie eben auf Grund ihres sternförmigen Aussehens und ihrer äusseren Aehnlichkeit mit amöboiden Zellen als „der Contractilität höchst verdächtig“ erklärt.

Fig. 106.

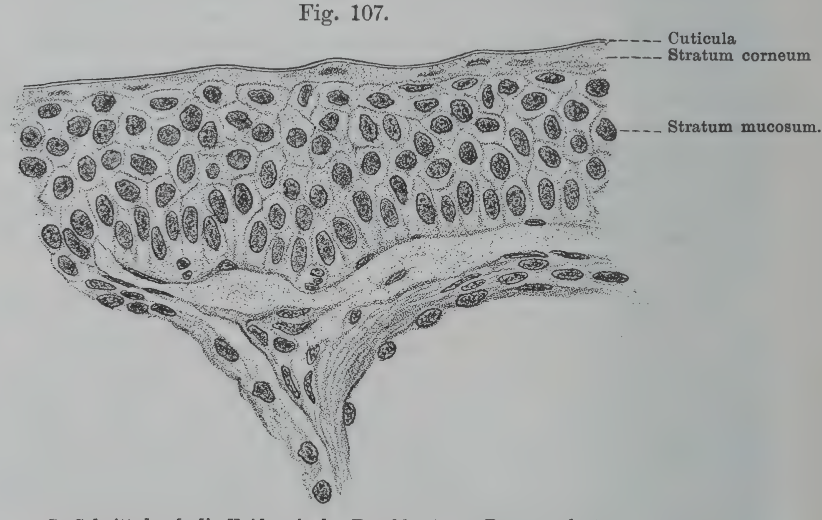


Epidermis von der Hand. Mit Chromatophoren. 245/1.

Neuerdings giebt H. Rabl (1897) an, zahlreiche Beweise dafür zu haben, dass die Sternzellen Mayer's eingewanderte Leukocyten seien. Auch die Chromatophoren der Epidermis werden, wenigstens zum Theil, von einer Anzahl von Forschern (so auch Eberth und H. Rabl) als fremde, eingewanderte Elemente angesehen (siehe später).

β) *Stratum corneum*, Hornschicht. Das *Stratum corneum* wird nur durch die oberste Zellschicht der Epidermis repräsentirt.

Fig. 107.

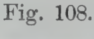


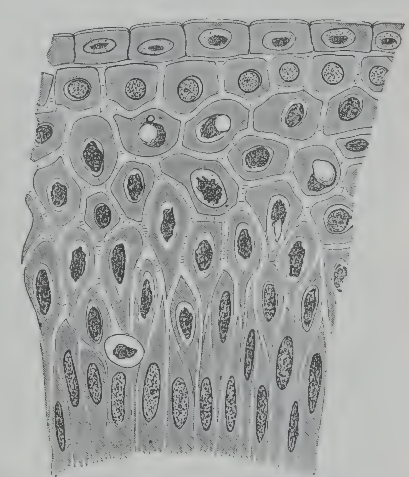
Schnitt durch die Epidermis der Bauchhaut von Rana esculenta.

Dieselbe besteht meist aus sehr platten, dünnen, polygonalen Zellen, die hell aussehen, verhornt sind, aber einen Kern enthalten (Figg. 105, 106, 107). Auch an gefärbten Präparaten hebt sich das *Stratum corneum* meist sehr deutlich von dem *Stratum germinativum* ab, sei es

durch die Blässe, sei es durch besonderen Ton der Färbung. Manchmal findet sich in den Zellen des *Stratum corneum* braunes, körniges Pigment. Die Zellen liegen dicht an einander, ohne durch Intercellularbrücken verbunden zu sein (Fr. E. Schulze). Dagegen sind auf ihrer Unterseite Leistensysteme in geringerer oder grösserer Stärke ausgebildet, die bei Flächenbetrachtung des abgeworfenen *Stratum corneum* eine polygonale Zeichnung ergeben können. (Rana, Bombinator, Hyla.)

Schuberg, der sie beschrieben hat, fasst sie auf als entstanden bei der Umwandlung der Zellen der tiefen Lagen in solche der oberflächlichen. So lange die Zellen in den unteren und mittleren Lagen liegen, sind sie polyedrisch und greifen zwischen die tieferliegenden ein; je höher sie heraufrücken, um so mehr platten sie sich ab und nur jene Leistensysteme an ihrer Unterseite bleiben als Reste der Einpassung in die tieferen Schichten erhalten. Bei Hyla und Bombinator sah Schuberg an den Kernen des *Stratum corneum* Erscheinungen, die auf directe Theilung hinwiesen.


Fig. 108.


Epidermis von einem Torus articularis der Hand. 550/1.

Ueber die Zellen des *Stratum corneum* hinweg zieht ein schmaler glänzender Saum, eine Cuticula (Figg. 105, 106, 107). Meist geht sie gleichmässig über das ganze *Stratum corneum* als feiner, continuirlicher Saum hinweg; stellenweise sind die Cuticularkäppchen der einzelnen Zellen aber selbstständiger, gegen einander abgesetzt; so an den *Tori articulares* (Fig. 108).

Eine eigenthümliche Modification zeigt das *Stratum corneum* an der Daumenschwiele des brünstigen Froschmännchens. Die einzelnen Zellen des Stratums tragen auf ihrer freien Aussenseite kleine rundliche Protuberanzen (Fr. E. Schulze), über die, wie G. Wolff angiebt, die Cuticula hinweggeht, indem sie die einzelnen Erhebungen mitmacht. Auf den *Tori articulares* besteht das *Stratum corneum* aus ziemlich hohen Zellen (Fig. 108).

Häutung. Bei der Häutung wird normaler Weise nur die einfache Zelllage des *Stratum corneum* abgestossen (Seeck, für *R. „temporaria“*; Schuberg, für *R. fusca* und *R. esculenta*). Nicht selten bleiben aber an der obersten Zellschicht mehr oder weniger grosse, zusammenhängende Stücke, mitunter aber auch nur einzelne Zellen der Ersatzschicht hängen, so dass dann zwei Zelllagen an der abzustossenden Membran vorhanden sind. Die Abstossung der zwei obersten Zelllagen (des *Stratum corneum* und der Ersatzschicht) fasste Fr. E. Schulze

als Regel auf; Schuberg bezeichnet es als die Ausnahme, die allerdings unter bestimmten anormalen Bedingungen leichter eintritt. Da, wie oben bemerkt, der Häutungsprocess in der Gefangenschaft eine Störung zu erleiden scheint, in der Weise, dass er einerseits beschleunigt wird und andererseits unregelmässiger erfolgt, indem kleinere Fetzen — oft nur nach und nach — abgestossen werden, so wäre eine vorzeitige Losreissung von noch nicht zur Loslösung bestimmten Elementen vielleicht nicht unverständlich (Schuberg).

[P. Schultz (1889) bezeichnet das *Stratum corneum* als Häutungsschicht, während er die Ersatzschicht — bezw. kurz vor der Häutung die Ersatzschichten — als „Hornschicht" benennt; ein Verfahren, das sich nach Schuberg schon darum nicht empfiehlt, weil die Ersatzschichten weder alle völlig verhornt sind, noch nach unten deutlich abgegrenzt werden können.]

Auf manchen Schnitten finde ich auf der Grenze zwischen dem *Stratum corneum* und der obersten Lage des *Stratum germinativum* eine homogene, glänzende Zone ohne die bekannte Strichelung. Sie macht ganz den Eindruck, als ob sie die neue Cuticula darstelle. — An Stellen, wo das *Stratum corneum* eine Strecke weit abgehoben war, sah ich wiederholt sowohl auf der Oberfläche der obersten zurückbleibenden Zellschicht, wie auf der Unterfläche der abgehobenen Schicht einen feinen, glänzenden, nicht gestrichelten Saum. An der Grenze der abgehobenen Partie gingen beide Säume in die Grenzzone zwischen dem *Stratum corneum* und der obersten Schicht des *Stratum germinativum* über. Diese Erscheinungen legen einerseits die Vermuthung nahe, dass die Intercellularbrücken zwischen dem *Stratum corneum* und der obersten Schicht des *Stratum germinativum* (die an manchen anderen Stellen gut erkennbar sind) irgend etwas mit der Bildung der neuen Cuticula zu thun haben und zeigen andererseits, dass die Lösung des *Stratum corneum* innerhalb der Grenzzone zwischen den beiden Zellschichten erfolgt. — Eine specielle Verfolgung des Häutungsprocesses beim Frosch steht noch aus und wäre sehr erwünscht.

Zur Literatur. Bezüglich des Vorkommens einer Cuticula auf der Epidermis der Amphibien und speciell der Anuren, haben vielfach Controversen bestanden. Leydig hat zuerst 1868 das Vorhandensein einer Cuticula auf der Epidermis der Amphibien behauptet. Dem widersprach F. E. Schulze (1869), indem er die vermeintliche Cuticula Leydig's für eine Lage sehr dünner, unter einander fest verbundener, verhornter Zellen erklärte. Ebenso beschrieb Pfitzner (1880) auch für Rana (wie für Salamandra) nur ein einschichtiges *Stratum corneum*, aber keine Cuticula. Eine wirkliche Cuticula auf der Epidermis der Amphibien wurde 1889 durch G. Wolff nachgewiesen (speciell abgebildet für Triton und Bufo). Nach meinen Befunden an *Rana esculenta* muss ich mich G. Wolff anschliessen und noch über dem einschichtigen dünnen *Stratum corneum* einen wirklichen sehr feinen cuticularen Saum gelten lassen. Offenbar hat auch Schuberg (1891) den Cuticularsaum an der Epidermis von Hyla gesehen.

b) Pigmentirung der Epidermis.

b) Pigmentirung der Epidermis.

α) Bedeutung der Oberhaut-Pigmentirung. Art der Pigmentirung.

Wie im Vorhergehenden geschildert wurde, kann die Epidermis pigmentirt sein, indem einerseits die Zellen des *Stratum corneum* und

Stratum germinativum Pigmentkörnchen enthalten, andererseits selbstständige ramificirte Pigmentzellen in den mittleren Schichten des *Stratum germinativum* vorhanden sein können. Sehr stark ist indessen diese Pigmentirung der Epidermis nicht, und ihre Bedeutung für die Färbung des Thieres tritt demzufolge zurück. Das Pigment, das für die letztere und für den Wechsel der Farbe in erster Linie in Betracht kommt, liegt in besonderen Zellen des Coriums. Ausgedehnte Partien der Epidermis entbehren des Pigmentes ganz und können somit als durchscheinend gelten. Es gilt dies für die ungefärbten weissen Partien der Haut (z. B. des Bauches) und für die, wo die Grundfarbe des Thieres vorherrscht. Auch wo die Pigmentirung der Epidermis einen sehr hohen Grad erreicht, entsteht dadurch höchstens eine leicht rauchgraue Farbe (Eberth). Durch die pigmentirte Epidermis kommen, wie wiederholt festgestellt ist (Hering, Ciaccio, Szczesny, Jarisch, Ehrmann), die dunklen, grauen oder schwarzen Flecken der Haut zu Stande. Im Bereiche der schwarzen Flecken und Streifen der Haut, die als stabil, wenigstens für einen grossen Theil des Lebens, gelten und die selbst bei dem höchsten Grade des Erblassens nicht vollständig verschwinden (Szczesny), findet sich eine dunkel pigmentirte Epidermis (körniges Pigment in den Epithelzellen und Chromatophoren zwischen den Epithelzellen) über einem stark entwickelten Chromatophorenlager des Coriums (Ciaccio, Jarisch). Auch kleine punktförmige, meist zugleich verdickte Stellen der Epidermis, die auch Sitz von Merkel'schen Tastapparaten sein können, sind durch besonders starke Pigmentirung der Epidermis ausgezeichnet. Sie sollen nach Ehrmann nicht stabil sein, sondern einem Wechsel unterliegen. Hierauf ist später einzugehen.

Dem Gesagten zu Folge ist es verständlich, dass die Epidermis auch an der hellen Bauchhaut Pigment enthalten kann (denn auch hier kommen dunklere Flecke vor), während sie andererseits am Rücken vielfach ganz pigmentfrei gefunden wird.

Das Pigment der Epithelzellen ist feinkörnig, dunkelbraun oder schwärzlich, es kann in allen Schichten der Epidermis vorhanden sein; meistens freilich findet man die basale (Cylinderzell-) Schicht frei davon (Fig. 105).

Verästelte braune Pigmentzellen (Chromatophoren) finden sich häufig zwischen den mittleren Lagen des *Stratum germinativum*, selten in der basalen Lage und nie im *Stratum corneum* (Fig. 106).

Von den Zellkörpern aus, wenn sie in den mittleren Schichten liegen, können sich die Fortsätze zwischen die Elemente des Cylinderzellstratums, nach Meyerson sogar bis in das Corium vorschieben. Die verästelten Pigmentzellen der Epidermis sind kleiner als die des Coriums, auch etwas anders gestaltet (kugeliger oder ovaler Körper, schlankere Fortsätze), aber wie diese zeigen auch sie Bewegungserscheinungen der braunen Pigmentkörnchen, die sich in ihnen befinden.

Die dunklen verästelten Pigmentzellen in der Froschepidermis wurden zuerst von Leydig (1857) beschrieben. H. Müller bestätigte sie (1864); seitdem sind sie von allen Untersuchern der Froschhaut immer wieder gesehen worden (Stieda, Eberth u. A.) und thatsächlich sind sie sehr leicht aufzufinden. Strittig und bisher nicht mit Sicherheit zu entscheiden ist aber ihre Herkunft und Bedeutung, über die später das Nöthige zu sagen ist. — Bewegungserscheinungen wurden an ihnen zuerst von H. Müller (1864) als wahrscheinlich erschlossen. Es wurde die von einer bestimmten Stelle des Beines eines dunklen Frosches abgelöste Epidermis untersucht: die Pigmentstellen zeigten grosse verästelte, an körnigem Pigmente reiche Ausläufer; alsdann nach dem Erblassen des Frosches wurde in gleicher Weise die Epidermis der entsprechenden Stelle des anderen Beines untersucht: die Pigmentzellen waren hier nur noch rundliche, scharf begrenzte dunkle Klumpen. Ebenso gelang es umgekehrt von einem blassen dunklen Frosche erst Pigmentklumpen und nach dem Dunkelwerden des Thieres wieder mit reichen Ramificationen versehene Zellen zu sehen. Auch darin zeigten sich die Pigmentzellen der Epidermis mit denen des Coriums übereinstimmend, dass häufig nach Contractionsvorgängen in den Fortsätzen einzelne Gruppen von Pigmentkörnchen zurückblieben, von der Hauptmasse durch farblose Stellen getrennt. Auch Hering (1869) bestätigt, dass die physiologischen Veränderungen der Hautfarbe bei Fröschen durch Gestaltveränderung der dunklen Pigmentzellen des Coriums und der Epidermis erzeugt werden; Meyerson (1889) constatirte Verlängerungen bezw. Verkürzungen der aus Pigmentkörnchen bestehenden Ausläufer durch Zeichnung derselben (an der Schwimmhaut des curarisirten Frosches) in einhalbstündigen Intervallen. — Auf die Frage, ob es sich bei jenen zu beobachtenden Veränderungen um eine Veränderung der Fortsätze selbst oder nur um Verschiebungen der Pigmentkörnchen innerhalb der Fortsätze handelt, wird bei Besprechung der Chromatophoren des Coriums eingegangen werden.

Der Grad der Pigmentanhäufung in der Oberhaut des Frosches (es scheint meistens *Rana esculenta* gemeint zu sein) ist durch Ehrmann (1885 und 1886, 1892, 1896) wiederholt behandelt worden. Ehrmann unterscheidet drei verschiedene Zustände der Epidermis-Pigmentirung, die er als ebenso viele Phasen oder Stufen auffasst. Sie zeigen, nach dem genannten Autor, einen gewissen gesetzmässigen Zusammenhang mit bestimmten Zuständen des Chromatophorennetzes, das subepithelial im Corium gelagert ist und später noch genauer zu besprechen sein wird. Ich gebe im Nachfolgenden die Darstellung von Ehrmann.

1. Erste Stufe der Pigmentinfiltration oder des Pigmentaufstieges. Der erste Zustand ist dadurch charakterisirt, dass die Epidermis in allen Schichten Pigment enthält. Und zwar handelt es sich dabei um zweierlei: eine Anhäufung von braunen Pigmentkörnchen in sämmtlichen Schichten der Epidermiszellen, von der Basalschicht bis zum *Stratum corneum* und ausserdem um die Anwesenheit von braunen verästelten Chromatophoren in der basalen und der darüber gelegenen Zellschicht. Zuweilen ist die Basalschicht mehr oder weniger frei von körnigem Pigment; Chromatophoren sind aber in ihr immer vorhanden. Das zu diesen Stellen gehörige subepitheliale Chromatophorennetz kann gut entwickelt und stark pigmentirt sein — dies ist an den stabilen schwarzen Flecken der Haut der Fall (Jarisch; von Ehrmann zugegeben); oder es ist pigmentarm oder pigmentfrei in demselben Maasse, als die darüber liegende Epidermis pigmentreich erscheint. Die Stellen der Haut, an denen sich das letztere Verhalten findet, bilden ganz circumscripte Territorien von verschiedenem Durchmesser und markiren sich schon makroskopisch als tiefschwarze, bald kleinere, bald grössere, wie mit Tinte auf die Epidermis gezeichnete undurchsichtige Punkte, während sonst die Epidermis durchsichtig ist. Die Stellen können ferner schon makroskopisch als Elevationen erscheinen. Dies hängt ab von einer oft vorhandenen localen Verdickung der Epidermis und zwar ist die Grenze der Epidermis nicht bloss nach oben vorgewölbt, sondern sehr häufig auch nach unten. Von ganz flachen Stellen bis zu hügeligen Emporragungen kommen die verschiedensten Formen vor. An stark elevirten, durch und durch pigmentirten Stellen sieht man oft an der höchsten Convexität die Zellen (des *Stratum corneum*) concentrisch zu einem Hügelchen aufgesetzt, offenbar um bald abzufallen. Auch in Bezug auf ihre Ausdehnung variiren die fraglichen Stellen. Es giebt solche, die in ihrem horizontalen Durchmesser 10 bis 20 Zellenbreiten umfassen und diese sind bald mehr, bald weniger, oft gar nicht elevirt; ebenso wie solche, die nur vier bis fünf Zellen umfassen. Uebrigens nimmt die Pigmentanhäufung in der Epidermis, was Flächenausdehnung anbetrifft, von der basalen Schicht gegen die oberflächliche zu, so dass sie einem umgekehrten Kegel oder Kegelstutze gleicht. Die Menge und Vertheilung der fraglichen Stellen ist bei verschiedenen Individuen und an verschiedenen Körperstellen eines und desselben Individuums sehr verschieden; an vielen von ihnen finden sich die Merkel'schen Endapparate von Hautnerven. Bei *Rana esculenta* stehen die schwarzen Punkte manchmal so dicht gedrängt, dass ihre gegenseitige Entfernung nur 1 mm, ja selbst Bruchstücke eines Millimeters beträgt. An anderen Thieren sieht man sie ungemein spärlich und an anderen wieder sind sie an einem Körpertheile, z. B. in den hinteren Körperpartien, sehr reichlich, während sie an anderen, z. B. den vorderen, spärlich sind; oder sie sind vorn und rückwärts reichlich und in den mittleren Partien sehr spärlich. —

Dass diese schwarzen Punkte keine dauernden Bildungen sind, davon glaubt sich Ehrmann durch monatelange Beobachtung einer Reihe von Thieren überzeugt zu haben. So war von zwei Individuen von *Rana esculenta*, die Ehrmann vom Juni bis September bewahrte, das eine an der hinteren Körperhälfte mit schwarzen Punkten dicht besetzt, während an der vorderen Körperhälfte sehr wenige vorhanden waren; an der letzteren Stelle traten später neue auf, während rückwärts welche schwanden. Das zweite Individuum, welches am ganzen Körper dicht besetzt war mit den fraglichen schwarzen Elevationen, verlor sie im Laufe der genannten Monate an der vorderen Körperhälfte bis auf eine geringe Spur.

2. Zweite Stufe der Pigmentinfiltration. Die basalen Zelllagen der

Epidermis sind pigmentfrei, die oberen pigmentirt; an der Grenze zwischen pigmentloser und pigmenthaltiger Epidermis liegen die verästeltelten Chromatophoren, die die grössere Anzahl von Fortsätzen nach oben aussenden. Letztere stehen mit den pigmentirten oberen Epidermiszellen in Verbindung; Ehrmann beschreibt, dass er an ihnen (an überlebenden Präparaten) ein deutliches Strömen des Pigmentes und Uebertreten desselben in die darüber liegenden Epidermiszellen beobachtet habe.

3. Endlich giebt es ein drittes Bild, das der dritten Stufe des Pigmentaufstieges. Die Epidermis ist hierbei gänzlich pigmentfrei, nur hier und da findet man eine Chromatophore in derselben, die schwach pigmentirt ist; das subepitheliale Chromatophorennetz ist dicht gefüllt mit schwarzem Pigment.

Ausser diesen Hauptbildern giebt es Zwischenstufen, und zwar von der ersten zur zweiten, indem die basale Zellschicht ganz pigmentlos ist und nur ein oder zwei Chromatophoren enthält, und dann von der dritten zurück zur ersten, also als eine Vorstufe der ersten, in welcher die Epidermis zwar umschrieben verdickt, aber ganz oder nahezu ganz pigmentlos ist. Das subepitheliale Chromatophorennetz ist mit Pigment vollgepfropft, während in der Epidermis und zwar in der Basalschicht keine oder wenige Chromatophoren vorhanden sind. Die Deutung, die Ehrmann dieser Reihe von Bildern giebt, wird später zu besprechen sein.

β) Herkunft des Pigmentes in der Epidermis. Auffassung der Chromatophoren.

Die Pigmentirung der Epidermis ist ein viel behandeltes Thema, zu dessen Erforschung gerade die Froschhaut oftmals das Untersuchungsobject hat abgeben müssen.

Zwei Fragen sind aus einander zu halten: die nach der Herkunft des körnigen Pigmentes in den polygonalen Epidermiszellen und die nach der Bedeutung und Herkunft der verästelten Chromatophoren der Epidermis. Vielfach vertreten wird die Anschauung, dass in der Epidermis selbst kein Pigment gebildet werden könne (Aeby 1885), sondern dass das, was die Zellen davon enthalten, diesen stets durch andere Elemente, die dem Corium entstammen, zugeführt werde. Die Annahme, dass der Farbstoff selbst mit dem Hämoglobin des Blutes in genetischem Zusammenhang stehe, ergänzt diese Vorstellung. Sehr scharf weist von den neuesten Autoren besonders Ehrmann die Annahme zurück, dass überhaupt in der Epidermis Pigment gebildet werde. Ehrmann nimmt weiter an, dass das Pigment der Epidermiszellen aus den verästelten Chromatophoren stamme und durch die Ausläufer der letzteren den Epidermiszellen zugeführt werde. Die Chromatophoren selbst sollen aus dem Corium stammen. Bei dieser Anschauung wäre somit das Pigment der Epidermiszellen seinem Wesen und seiner Herkunft nach identisch mit dem Pigment der

Chromatophoren (über die Herkunft des letzteren siehe den Abschnitt betreffend die Chromatophoren des Coriums).

Dieser Anschauung, die nach der einen Richtung hin ein Extrem darstellt, stehen dann andere gegenüber, die das körnige Pigment der Epidermiszellen ganz oder doch wenigstens zum Theil als in den Zellen selbst gebildet ansehen. Ist dem so, so braucht natürlich das Pigment der Epithelzellen nichts mit dem Pigment der Chromatophoren zu thun zu haben; beide können ihrem Wesen nach verschieden sein. Die Chromatophoren der Epidermis selbst werden in der mannigfachsten Weise gedeutet: als blosse Pigmentfiguren, als pigmentirte Wanderzellen, als umgewandelte Epithelzellen, als Abkömmlinge von Corium-Chromatophoren oder sogar direct als in die Epidermis eingewanderte Exemplare von solchen.

Aus der beträchtlichen Zahl einzelner Anschauungen, die in einer sehr grossen Literatur niedergelegt sind, mögen nur die wichtigsten folgen.

Zunächst sind hier die Anschauungen zu nennen, deren Grundgedanke der ist, dass die sternförmigen Pigmentzellen der Epidermis überhaupt gar keine Zellen, sondern nur Pigmentfiguren seien. Diese Anschauung hat schon 1869 Ciaccio ausgesprochen, auch in neuerer Zeit ist sie mehrfach geäussert worden. Ciaccio nahm als Ursache für die Entstehung dieser Figuren eine eigenthümliche Umwandlung der Zwischenzellsubstanz zwischen den Epithelzellen an. Auch Unna (1889) glaubt, dass die verästelten Pigmentfiguren der Epidermis sich einfach als sehr vollkommene Ausgüsse der Saftspalten des Epithels mittelst Pigmentbrocken erklären; diese Pigmentbrocken selbst mögen aber (Unna) aus den subepithelialen Pigmentzellen herstammen.

In neuester Zeit hat Kromayer noch eine andere Auffassung vertreten, nach der ebenfalls die Chromatophoren der Epidermis nicht als selbständige Zellen aufzufassen sind. Sie sind vielmehr „dem Faserverlauf der Epithelien entsprechende Figuren". Die Protoplasmafaserung der Epithelzellen und ihrer Ausläufer, hauptsächlich also der Netzzellen (siehe S. 468), ist das Maassgebende für die Lagerung und Anordnung der Pigmentkörnchen. Was als eine Chromatophore erscheint, ist thatsächlich ein Gebilde, das sich über mehrere Zellterritorien hinwegstreckt; die „Ausläufer" der „Pigmentzellen" sind in Wirklichkeit verschiedenen Zellen angehörige Protoplasmafasern, in denen sich Pigmentkörnchen finden; sie liegen dementsprechend innerhalb der Zellen und ihrer Ausläufer. „Theile zahlreicher Epithelien haben sich zu einem einheitlichen Gebilde vereinigt." Der „Centralkörper" der ganzen Chromatophore wird durch eine besonders stark pigmentirte Zelle gebildet; die „Ausläufer" liegen, wenn sie andere Epithelzellen durchsetzen, stets in der Peripherie derselben, so dass es eben so aussieht, als ob sie zwischen den Zellen lägen. Gelegentlich erfolgt nur eine Pigmentirung einzelner Protoplasmafasern, die auf keinen besonderen Centralkörper hin orientirt sind. Die Pigmentfiguren entstehen allmählich in den unteren Epithelschichten und verschwinden allmählich in den oberen. Im *Stratum corneum* giebt es nur „pigmentirte Epidermiszellen", aber keine „Chromatophoren" mehr. Dies muss

auf eine Bewegung der Pigmentkörnchen zurückgeführt werden, die sich aus den „Fortsätzen der Chromatophoren“ in das Innere des Protoplasmas der Epithelzellen begeben haben. Das Pigment betrachtet Kromayer als eine Bildung der Epithelzellen selbst, sei es der Protoplasmafäden, sei es der diese Fäden umgebenden übrigen Protoplasmamasse. In letzterem Falle müssten sie in die Protoplasmafäden einwandern, um „Chromatophorenäste“ zu erzeugen, — wie sie ja später aus ihnen wieder auswandern können. — Als ein principiell wichtiger Punkt der Kromayer'schen Ansicht muss hervorgehoben werden: die autochthone Entstehung des Oberhautpigmentes und der Oberhautchromatophoren innerhalb der Epidermis selbst; Kromayer spricht sich gegen jede Einschleppungs-, Einwanderungs- und Einwachsungstheorie des Pigmentes entschieden aus.

Die Mehrzahl der Autoren hegt an der Zellnatur der Chromatophoren in der Epidermis keinen Zweifel. Die Controversen, die dabei noch bestehen bleiben, betreffen einerseits die Frage, ob jene Zellen und das in ihnen enthaltene Pigment in der Epidermis selbst entstanden seien, oder aus dem Corium stammen und andererseits die Frage nach der Beziehung dieses Chromatophoren-Pigmentes zu dem körnigen Pigment der Epidermiszellen. Im Speciellen zeigen die darüber geäusserten Vorstellungen recht verschiedene Formen.

Mertsching lässt das körnige Pigment der Epidermiszellen durch einen Zerfall des Kernes der Zellen selbst entstehen. Woher das Chromatophorenpigment stamme, war nicht zu entscheiden, nur so viel stehe fest, dass es scharf zu trennen ist von dem ectodermalen körnigen Pigment in den Epithelzellen.

S. Mayer (1892) betont ebenfalls, dass der vielfach aufgestellte Satz, dass im Epithel kein Pigment gebildet wird, sondern dass letzteres nur vom Bindegewebe aus in das Epithel activ oder passiv hineingelangt, in dieser Ausschliesslichkeit keineswegs hinlänglich bewiesen ist. Somit hält S. Mayer es für sehr wahrscheinlich, dass die Mehrzahl der Oberhaut-Chromatophoren an Ort und Stelle selbst aus den Epithelzellen hervorgegangen sind. Und zwar kommen hierbei gewissermaassen als Zwischenformen die oben (S. 467) erwähnten sternförmigen Elemente in Betracht, die als zu Grunde gehende Epithelzellen gedeutet wurden. Es gelang Mayer, Zellen aufzufinden, in denen Pigmentablagerungen in sehr geringen Quantitäten zu bemerken waren, so dass die Vermuthung, es möchte sich hier um die erste Spur von Pigmentbildung oder Pigmentablagerung in den sternförmigen Zellen gehandelt haben, sehr nahe lag.

Im Wesentlichen zu der gleichen Auffassung kommt auch Jarisch (1891). Auch Jarisch betrachtet die verzweigten Pigmentzellen der Froschepidermis, wenigstens die Hauptmasse derselben, für umgewandelte Epidermiszellen. Der Process dieser Umwandlung lässt sich besonders deutlich bei der Larve beobachten, aber auch beim erwachsenen Frosch finden sich Bilder, die zu der Annahme der gleichen Vorgänge berechtigen. Jarisch kommt auch bezüglich der nichtpigmentirten sternförmigen Zellen der Oberhaut zu dem Schlusse, dass dieselben umgewandelte Epidermiszellen darstellen. Der später zu erwähnenden Einwachsungstheorie Ehrmann's tritt Jarisch bestimmt entgegen.

Den Anschauungen, dass die Chromatophoren umgewandelte Epithelzellen sind, stehen nun die gegenüber, die jene Gebilde für der Epidermis fremde Elemente ansehen. In gewissem Sinne bildet zu diesen einen Uebergang die Auffassung, dass zwar die Zellen als solche Eindringlinge (Wanderzellen) sind, dass sie aber farblos in die Epidermis eindringen und erst innerhalb derselben Pigment in sich aufnehmen und sich so zu den Chromatophoren umwandeln. Diese

Anschauung wurde in bestimmter Form wohl zuerst von Eberth (1869) ausgesprochen; neuerdings findet sie in H. Rabl (1897) einen Vertreter und zwar speciell für die Pigmentzellen der Epidermis bei Amphibien.

Dann aber kommen hier die Ansichten in Frage, die die Chromatophoren der Epidermis ihrem Wesen nach für identisch halten mit den Chromatophoren des Coriums. Auf dem Boden dieser Grundauffassung steht zunächst die schon 1860 von Koelliker ausgesprochene Anschauung, dass die Pigmentzellen der Epidermis ganz direct eingewanderte Chromatophoren des Coriums seien. Diese Ansicht kann sich auf mehrere Momente stützen: auf die Aehnlichkeit, die zwischen den beiderlei Elementen sowohl dem Aussehen nach wie auch bezüglich der an ihnen zu beobachtenden Veränderungen (Bewegungserscheinungen) besteht, ferner darauf, dass eben diese Bewegungserscheinungen auch die Möglichkeit einer Ortsbewegung nahe legten. Schon Eberth (1869) hat dagegen geltend gemacht, dass der thatsächliche Nachweis einer Ortsbewegung der Chromatophoren nicht erbracht sei und dass ferner doch gewisse Unterschiede zwischen den dermalen und den epidermalen Chromatophoren beständen, dass namentlich die Pigmentzellen der Epidermis kleiner seien als die des Coriums.

Endlich ist nun der Vorstellung von Ehrmann (1885, 1892, 1896) zu gedenken, die sich zwar im Grundgedanken an die vorhergehende anschliesst, aber doch im Speciellen nicht unwesentlich von ihr abweicht und namentlich viel weiter geht, indem sie auch das körnige Pigment der polygonalen Epidermiszellen auf die Chromatophoren zurückführt. Ehrmann fasst, wie später noch einmal bei Betrachtung der Chromatophoren des Coriums zu behandeln sein wird, die sternförmigen Pigmentzellen überhaupt als ganz specifische, genetisch selbständige Elemente auf („Melanoblasten“, da sie das schwarze Pigment nicht nur tragen, sondern auch bilden); somit müssen sämmtliche Gebilde dieser Art beim erwachsenen Thier Abkömmlinge der primären Melanoblasten sein. Die Melanoblasten sollen aber nicht etwa in die Epidermis einfach „einwandern“, sondern „einwachsen“ und zwar würde dieser Vorgang theils embryonal, theils auch später das ganze Leben hindurch erfolgen. Nach Ehrmann's Vorstellung (die am genauesten für 1 cm lange Salamanderlarven aus einander gesetzt ist) senden die Melanoblasten des Coriums zunächst Fortsätze zwischen die Elemente der Epidermis empor; diese Fortsätze verdicken sich dann und erhalten durch directe Theilung (der Kerne der Corium-Melanoblasten) Kerne, senden wieder neue Zellausläufer aus und theilen sich wieder, so dass man nun mit Recht von Melanoblasten der Epidermis reden kann, die ihren Ursprung von den Melanoblasten des Coriums herleiten. Die Melanoblasten der Epidermis entwickeln sich dann weiterhin selbständig und können sich auch durch indirecte Theilung vermehren (so würde es sich erklären, dass sie später sich in Grösse und Form etwas von den Melanoblasten des Coriums unterscheiden). Ja, noch mehr: Ehrmann nimmt auch an, dass das in den echten polygonalen Pigmentzellen enthaltene Pigment nicht autochthon in diesen gebildet, sondern ihnen durch die Corium-Melanoblasten zugeführt werde, sei es, dass Ausläufer dieser selbst, die in die Epidermis einwachsen, sich mit den Epidermiszellen in Verbindung setzen, sei es, dass dies die Ausläufer der epidermalen Melanoblasten thun, die ihrerseits von den subepidermalen abstammen. Die verästelten Chromatophoren würden somit die Rolle von Pigmentüberträgern besitzen, aus ihren Ausläufern soll das Pigment in die Epidermiszellen überströmen.

Im Sinne dieser Vorstellung, dass sämmtliches Pigment, das sich beim erwachsenen Frosche in der Epidermis findet, aus den „Melanoblasten“ in die

Epidermis gelangt sei, deutet Ehrmann auch die oben (S. 475) geschilderten Bilder. Die Stellen, die die „erste Stufe des Pigmentaufstieges" zeigen, sind die Einbruchsstellen des Pigmentes in die Oberhaut. Hier sind die Fortsätze des subepithelialen Chromatophorennetzes, die durch die Grenzlamelle des Coriums in die Epidermis ziehen, besonders zahlreich, und darauf führt Ehrmann es auch zurück, dass bei der Ablösung der Epidermis durch Essigsäure gerade diese Stellen am Corium haften bleiben. Die eine Kategorie dieser Stellen (die kleinen punktförmigen, oft durch Epithelverdickung elevirten schwarzen Hautstellen) zeigt zudem das subepitheliale Chromatophorennetz von Pigment fast oder ganz entblösst, während die Epidermis voller Pigment ist, und namentlich in der Basalschicht neben pigmentirten Epidermiszellen eine ganz besonders grosse Anzahl von Chromatophoren, unter Umständen ebenso viele als Epidermiszellen, liegen. Das spricht eben nach Ehrmann dafür, dass das Pigment aus dem Chromatophorennetz auf dem Wege der Ausläufer in die Epidermis eingedrungen sei. Auch die Chromatophoren der Epidermis müssen an diesen Stellen in die Epidermis eingewachsen sein. Nur an den tief dunkelschwarzen stabilen Flecken der Haut ist der Pigmentreichthum des subepithelialen Chromatophorennetzes ein so ungeheurer, dass, trotzdem die darüber befindliche Epidermis ebenfalls stark pigmentirt ist, doch eine völlige Pigmententblössung jenes Netzes nicht stattgefunden hat. — Ehrmann glaubt weiter, dass wenigstens ein Theil der Stellen, die die erste Stufe des Pigmentaufstieges repräsentiren, nicht stabile Bildungen darstellen, sondern sich verändern können: das Pigment wird dann aus den basalen Lagen der Epidermis in die mittleren geschafft und schliesslich abgestossen; d. h. es schliessen sich die „zweite" und „dritte Stufe des Pigmentaufstieges" als weitere Phasen an die erste an. Makroskopisch äussert sich das durch Verschwinden des schwarzen Punktes beim Auftreten anderer. Letztere Erscheinung, dass an einer vorher hellen Stelle der Epidermis sichtbare dunkle Punkte entstehen, ist von Ehrmann ebenfalls thatsächlich beobachtet worden; der Vorgang dauert mehrere Wochen, in einem von Ehrmann genau beobachteten Falle sogar nahezu drei Monate. Es handelt sich dabei um ein erneutes Einwachsen von Chromatophoren in die Epidermis, das offenbar sehr langsam geschieht, also nicht der Wanderung der Leukocyten ähnlich ist. Das Einwachsen geschieht wie beim embryonalen Geschehen auf dem Wege eines einzigen Fortsatzes, in dem dann ein Kern auftritt und der einen Theil des Pigmentes aus dem subepithelialen Zellennetze an sich zieht.

Dem Gesagten zu Folge ist die Pigmentirung der Epidermis ein Gebiet, auf dem noch die grössten Gegensätze sich gegenüber stehen. H. Rabl, der erst kürzlich diese Frage zusammenfassend behandelte, kommt denn auch dahin, auch jetzt noch eine ganze Reihe von Möglichkeiten bezüglich der Herkunft des epidermalen Pigmentes aufrecht zu halten, nämlich: 1. die verzweigten Pigmentzellen der Epidermis sind zum Theil sicher pigmentirte Wanderzellen, zum anderen Theil ist es unentschieden, ob sie Epithel- oder specifische Pigmentzellen darstellen; und 2. die Epithelzellen bilden wahrscheinlich das Pigment, das sie enthalten, zum grössten Theile selbst; es ist aber nicht ausgeschlossen, dass sie es in so manchen Fällen auch aus den verzweigten Zellen aufnehmen.

c) Embryonales und larvales Verhalten der Epidermis.

c) Embryonales und larvales Verhalten der Epidermis.

Die Epidermis der Froschembryonen wird nur in den jüngsten Stadien durch ein einschichtiges Epithel dargestellt, das, nach Maurer, längs der

dorsalen Kante und ebenso längs der Seitenlinie aus cubischen, im Uebrigen aus platten Zellen besteht. Am meisten abgeplattet erscheinen die Zellen auf der ventralen Rumpfhälfte, wo das dotterzellenreiche voluminöse Darmrohr die ganze Oberhaut in grösserer Spannung erhält. Schon bei 3 mm langen Larven von *Rana fusca* wird die Epidermis zweischichtig und besteht dann aus einer tiefen Lage grosser platter und einer oberflächlichen Lage sehr grosser cubischer Zellen, die von vornherein pigmentirt sind (Corning). Alle Zellen sind mit Dotterplättchen dicht erfüllt. Die untere Schicht führt die Namen: Basalschicht, Grundschicht, Nervenschicht, Sinnesblatt; die obere wird Deckschicht oder Deckblatt genannt. Der zweischichtige Zustand bleibt eine Zeit lang erhalten, doch verschwinden die Dotterplättchen aus den Zellen (Maurer).

Die Zellen beider Lagen verändern weiterhin ihre Form; in beiden Lagen differenziren sich einzelne grössere Zellen, die Maurer den Leydig'schen Zellen der Urodelenlarven vergleicht, und die vielleicht Schleim produciren.

Aus dem zweischichtigen Zustand der Epidermis geht dann der mehrschichtige hervor. Dabei bleibt nach Maurer die obere Schicht (die Deckschicht) während der ganzen Zeit des Larvenlebens als einfache und im Wesentlichen gleichartige, nur in Bezug auf die Form der Zellen sich verschieden verhaltende Lage bestehen, während in der basalen Schicht complicirte Umwandlungen auftreten. Die Zellen theilen sich und geben zur Oberfläche hin Elemente ab, die eine intermediäre Lage zwischen Basal- und Deckschicht bilden. Bei Kaulquappen mit stark entwickelten Hinterbeinen ist die Epidermis überall vielschichtig geworden, und zwar dadurch, dass die basalen Zellen sich mehrfach getheilt haben. Kurz vor Eintritt der Metamorphose stirbt die oberflächliche Zellschicht ab und wird in Fetzen abgeworfen. Darunter bildet sich eine erste Lage verhornter Zellen aus, als Anlage des späteren *Stratum corneum*, das also schon auftritt zu einer Zeit, wo die Kaulquappe noch im Wasser lebt (Maurer).

Es ergiebt sich aus dem Gesagten, dass die beiden ursprünglichen Zellschichten der Epidermis sehr ungleichwerthig sind: die oberflächliche Lage besteht nur während des Larvenlebens, die basale ist dagegen die Matrix der ganzen späteren vielschichtigen Epidermis und der Hautdrüsen.

Ausserdem leitet aber Maurer von dieser primären basalen Epidermislage auch noch andere Gebilde ab: nämlich gewisse Theile des Coriums. Sie liefert nach ihm sicher zum Theil Bindegewebselemente, zum Theil glatte Muskelzellen (siehe Corium).

Intercelluläre Verbindungsbrücken werden auch zwischen den Epidermiszellen der Amphibienlarven beobachtet. Fr. E. Schulze (1896) ist neuerdings gerade an diesem Object (auch Rana-Larven) zu der Auffassung gekommen, „dass ursprünglich die jungen membranlosen Zellen der geschichteten Epithelien in ganzer Ausdehnung durch eine ziemlich stark lichtbrechende hyaline Grenzschicht verbunden sind, in welcher unter Umständen kleine Flüssigkeitströpfchen in einschichtiger Lage auftreten und durch allmähliche Vergrösserung zur Bildung eines solchen interstitiellen Verbindungsnetzes zwischen den plasmatischen Zellkörpern führen, wie es in der Epidermis junger lebender Amphibienlarven direct wahrnehmbar ist".

Bedeutung der Schichtung des Ectoderms. Wie aus dem Geschilderten hervorgeht, wird das Ectoderm der Anuren schon sehr frühzeitig in zwei Schichten gesondert. Diese Thatsache ist schon 1875 von Goette für Bombinator festgestellt, von Maurer und neuerdings von Corning (1899) für Rana bestätigt

worden. Dass diese beiden Schichten sich in Bezug auf ihre zelligen Bestandtheile und noch mehr in Bezug auf die Gebilde, die sich aus ihnen ableiten lassen, different erweisen, wie ebenfalls Goette schon erkannte, ist von Corning für Rana näher verfolgt worden. Beide Schichten nehmen ungleichen Antheil nicht nur an der Bildung der Epidermis, sondern auch an der Bildung der übrigen ectodermalen Organe. Nach Corning entsteht aus der inneren Schicht (Nerven- oder Grundschicht, Sinnesblatt) Alles, was zum Aufbau des centralen und des peripheren Nervensystems beiträgt, ferner die Sinnesorgane, die Linsenanlage, die Epithelzapfen, die sich an der Bildung der Kiemenspalten betheiligen, kurz Abkömmlinge, welche zum Aufbau des Embryos wesentlich beitragen. Aus der äufseren Schicht (Deckschicht, Deckblatt) entsteht das Epithel der Saugwarze, das sich frühzeitig in Form von sehr hohen, stark pigmentirten, cylindrischen Zellen differenzirt, ferner eine Schicht, die von vornherein pigmenthaltig ist und bei der Weiterentwickelung noch mehr Pigment aufnimmt (das obere Epidermisblatt). Das Pigment wird uns später wieder beschäftigen.

Wimperkleid der Froschlarven. Im frühen Larvenleben besitzen die Epidermiszellen einen Besatz mit Flimmern; G. Wolff unterscheidet geradezu bei den Amphibienlarven zwei Stadien: das der flimmernden und das der nicht flimmernden Epidermis. Ueber das erste Auftreten der Wimpern liegen bestimmte Angaben nicht vor; bezüglich der Dauer ihres Bestandes heisst es im Allgemeinen, dass sie nur auf den Anfang des Larvenlebens beschränkt sind, dann aber verschwinden. Nach Joh. Müller (1840) zieht sich das Phänomen erst auf einen immer kleineren Theil der Oberfläche zurück, so dass nur die Basis des Schwanzes und die Seiten des Kopfes flimmern. Nach der Bildung der Extremitäten zeigt sich, nach J. Müller, auf der Oberfläche des Körpers keine Wimperbewegung mehr. Doch können sich auch Reste des Flimmerkleides länger erhalten. Diesbezügliche Angaben macht Koelliker (1885) von *Rana esculenta*, S. Mayer (1898) von *Rana fusca*. Mayer beobachtete das discontinuirliche Vorkommen von flimmernden Epithelzellen an der Oberhaut noch fünf bis sechs Wochen nach dem Ausschlüpfen; allerdings an Larven, die im Laboratorium aus den Eiern ausgeschlüpft waren, so dass es immerhin nicht unmöglich war, diese lange Persistenz der flimmernden Elemente mit der langsamen Entwickelung der Larven in einem an Nährstoffen armen Wasser in Zusammenhang zu bringen. Die Anzahl der cilientragenden Zellen nahm im Grossen und Ganzen von vorn nach hinten ab, so dass sie an der Schwanzspitze so gut wie immer fehlten. Die discontinuirlich im Epithel der Larvenhaut vorkommenden Flimmerzellen sind, nach Mayer, von ihrer Nachbarschaft öfters nur durch den Besitz der Härchen ausgezeichnet, häufig jedoch auch schon durch andere Eigenschaften unterschieden. Sie können beträchtlich grösser sein als die anderen Zellen, sie können ferner pigmentreicher sein, und schliesslich können sie sich durch ihre cylindrische, wurstförmige Gestalt von den platten polyedrischen Nachbarzellen abheben. —

Die Wimperung der Epidermis junger Amphibien-, speciell junger Froschlarven ist schon seit längerer Zeit bekannt und wiederholt bestätigt worden. S. Mayer hat unlängst (1898) die darüber vorliegenden Angaben zusammengestellt. Danach hat Sharpey (1830 und 1835/36) das Phänomen der Flimmerbewegung an der Oberhaut von Frosch- und Tritonlarven zuerst beobachtet. 1840 berichtet Joh. Müller ausführlich darüber; derselbe weist zugleich darauf hin, dass durch die Entdeckung der Flimmern auf der Epidermis gewisse ältere Beobachtungen ihre Erklärung finden: die Bewegungen des Wassers um die Kiemen und am Schwanze der Frosch- und Tritonlarven (Steinbuch, Gruithuisen, Huschke).

Spätere Hinweise auf die Flimmerung der Epidermis der Amphibienlarven finden sich (nach der Zusammenstellung von S. Mayer) bei Gerber (1840), Valentin (1842), Remak (1851 bis 1855). Kurze Erwähnung finden die Wimpern auf der Oberfläche der Froschlarven bei Eberth (1866) und bei F. E. Schulze (1869); Milne-Edwards (1857 und 1872) stellt diesbezügliche Angaben zusammen. Leydig (1876) hebt gegenüber den ableugnenden Aeusserungen von Collin besonders hervor, dass er an Larven von *Rana esculenta*, deren Hinterbeine bereits hervorsprossten, die Wimperung gesehen habe, und zwar sowohl an der Bauch- als auch an der Rückenfläche. Von G. Wolff wurde der Besitz eines Wimperkleides als eine Eigenheit wahrscheinlich aller Amphibien im frühen Larvenstadium hingestellt. Schliefslich mag noch erwähnt sein, dass G. Born bei seinen Verwachsungsversuchen mit dem Wimperkleid der jungen Amphibienlarven zu rechnen hatte (1894, 1897).

Cuticula und Pseudocuticula. Nach Verlust der Wimperhaare lassen die oberflächlichen Epidermiszellen Structuren erkennen, die G. Wolff als Pseudocuticula und Cuticula bezeichnet. Maurer schildert beide Gebilde vereint als einen dicken Cuticularsaum, an dem zwei Schichten zu unterscheiden sind: eine tiefe dickere, welche mattglänzend ist und eine feine senkrechte Strichelung erkennen lässt (Porencanälchen), und eine oberflächliche, die durch eine feine homogene, stark lichtbrechende Cuticula hergestellt wird. Die tiefe, gestrichelte Schicht ist die „Pseudocuticula“ von G. Wolff. (An Larven von *Salamandra atra* constatirte Wolff die echte Cuticula auch schon in dem Stadium, wo noch die Wimpern vorhanden sind. Sie wurde von den letzteren durchbohrt.)

Der gestrichelte Saum ist von Eberth 1866 bei Larven von *Bombinator igneus*, 1869 von F. E. Schulze auch bei Larven von *Rana esculenta* gefunden und als Cuticularsaum bezeichnet worden. Die Strichelung wurde auf besondere stäbchen- oder körnerförmige Gebilde zurückgeführt. G. Wolff beschrieb zuerst die darüber gelegene homogene Cuticula.

Stabförmige intracelluläre Körper. In den Zellen der untersten Lage der Epidermis von Bombinator-Larven fand Eberth (1866) eigenthümliche Körper von Stab-, Spindel-, Sichel- oder gar Ringform, die aus einer glänzenden, von Reagentien schwer angreifbaren festen Substanz bestehen. Das erste Erscheinen dieser Körper wurde an Bombinator-Larven von $3^1/_2$ cm Länge beobachtet; sie fanden sich in den Zellen der ganzen Haut, am reichlichsten am Vorderleibe. Die gleichen Körper sind von Leydig 1879 bei Larven von *Pelobates fuscus* und *Hyla arborea*, 1885 auch bei solchen von *Rana esculenta* (im Herbst) beschrieben worden. Leydig bezeichnet die fraglichen Zellen als Byssuszellen, auf Grund des Vergleiches der stab- oder fadenförmigen Einschlüsse mit den „Byssusfäden“ in den Hautdrüsen mancher Gastropoden. Pfitzner (1882) beobachtete die Eberth'schen intracellulären Körper bei Froschlarven und hielt sie für Nervenendigungen, eine Ansicht, der Canini und Gaule (1883), sowie Frenkel (1886) bedingt zustimmen (s. Nerven der Haut), während ihr Mitrophanow (1884) und Kölliker (1886) widersprechen. Kölliker äussert sich über die Bedeutung der Körper nur dahin, dass dieselben einen eigenthümlich geformten Zelleninhalt von unbekannter chemischer Beschaffenheit und Function darstellen. Neuerdings (1892) weist Eberth auf die Aehnlichkeit des Körpers mit dem paranucleären Körper (Nebenkern) in den Pankreaszellen hin (s. S. 114).

Stiftchenzellen. Mit dem Namen Stiftchenzellen belegt Kölliker gewisse von ihm (1885) gefundene Elemente, die in der Epidermis der Froschlarven (*Rana esculenta* und *fusca*) besonders am Schwanze vorkommen und

vielleicht den Sinneszellen zuzuzählen sind. Jede Stiftchenzelle erscheint in der Seitenansicht birnförmig, erreicht mit dem spitzen Ende die Oberfläche der Oberhaut, während das breite Ende entweder dem Corium aufsitzt oder durch Theile der tieferen Oberhautzellen von demselben geschieden wird. Am freien Ende tragen diese Zellen ein kurzes starres Stiftchen, welches frei über die Oberfläche der Oberhaut hervorragt. Die oberflächlichen grossen, platten Zellen der Oberhaut verhalten sich so zu den Stiftchenzellen, dass je drei oder vier derselben mit kleinen Abschnitten diese Organe decken, so jedoch, dass die Oberhautplättchen über jeder Stiftchenzelle eine kleine Oeffnung begrenzen, zu der die Stiftchen heraustreten.

Leydig (1885) glaubte an eine Identität der Stiftchenzellen der Froschlarve mit den Flaschenzellen (Rudneff'schen Zellen) in der Epidermis des erwachsenen Frosches, hat aber später (1892) die Möglichkeit, dass die fraglichen Gebilde den Sinneszellen zuzuzählen seien, zugegeben. Doch würde das keinen directen Gegensatz bedeuten, da nach Leydig's Auffassung ein verwandtschaftlicher Zug Sinnes- und Drüsenzellen verbindet. Auch Mitrophanow (1886) zählt die Kölliker'schen Stiftchenzellen zu den drüsigen Elementen, deren Secret durch das „Stiftchen“ repräsentirt würde, und vergleicht sie den Leydig'schen Zellen in der Epidermis der Urodelenlarven. Möglicher Weise wandeln sich die Stiftchenzellen der Larve in die Rudneff'schen Zellen des fertigen Thieres um (Mitrophanow).

Pigmentirung der embryonalen und larvalen Epidermis. Wie in der Epidermis des erwachsenen Frosches, so ist auch schon beim Embryo und bei der Larve auseinanderzuhalten: die Pigmentablagerung in echten Epithelzellen und das Auftreten verästelter Pigmentzellen (Chromatophoren) zwischen den Epithelzellen. Es bestehen bezüglich der Herkunft beider Erscheinungen im Princip dieselben Controversen, die schon bei der Schilderung der ausgebildeten Epidermis zur Sprache kamen; doch kommt noch eine weitere Stätte hinzu, mit der als Quelle für die Herkunft des Pigmentes gerechnet werden muss: das Ei, das zur Reifezeit bereits einen beträchtlichen Pigmentgehalt aufweist.

Das äussere Blatt der Epidermis enthält von vornherein Pigment (Ehrmann, 1892, 1896; Schwalbe, 1893; Corning, 1899; Maurer zeichnet ebenfalls schon bei 3 mm langen Larven von *Rana fusca*, also unmittelbar nachdem die Epidermis zweischichtig geworden ist, die äussere Schicht pigmenthaltig). Das Pigment ist hauptsächlich an der äusseren Oberfläche der Zellen angesammelt, während die basale Zone derselben davon fast oder ganz frei ist. Ehrmann führt dieses Pigment auf das Pigment des Eies zurück, das sich in der Anlage der Epidermis angesammelt habe. (Das Froschei ist „originär pigmentirt“, Ehrmann; „oogenes Pigment“, Schwalbe.) Jarisch (1891) und Maurer (1899) nehmen an, dass das Pigment in den Oberhautzellen selbst gebildet sei, wobei die Dotterplättchen, die allmählich verbraucht werden, als Material für die Pigmentbildung mit in Frage kommen. Hervorhebenswerth ist die Angabe von Corning, dass in der ersten Zeit (schon wenn die Medullarplatte sich zum Medullarrohr zusammenzurollen beginnt) eine Vermehrung des Pigmentes in den Oberhautzellen zu constatiren ist: die Pigmentirung nimmt in der äusseren Schicht zu und beginnt sich auch auf die innere Schicht zu erstrecken. Doch bleibt die Pigmentirung der äusseren Schicht die stärkste, und hier ist es wieder die oberflächliche Partie (die Gegend der gestrichelten Pseudocuticula), die vor allen Dingen Pigment enthält. Allerdings zeigen nicht alle Zellen dieser Schicht die gleiche Pigmentirung.

Diese erste Pigmentirung der Epidermis ist nur eine vorübergehende (Maurer); die Zellen verarmen im Laufe der weiteren Entwickelung an Pigment.

Dagegen treten verästelte Chromatophoren zwischen den Epithelzellen auf. Sie werden von Kodis, Jarisch und Maurer für umgewandelte Epithelzellen gehalten, während Ehrmann sie von Chromatophoren des Coriums ableitet. Jarisch findet ihre Vorstadien bei 16 bis 18 mm langen Froschlarven (die Species ist nicht angegeben) massenhaft auftreten als dunkle, geblähte, runde Zellen in der unteren Epidermislage; diese gehen aus der Metamorphose pigmentirter Epidermiszellen hervor. Ganz die gleiche Auffassung hegt Maurer. Nach ihm ist die Vorstellung, dass die fraglichen Elemente aus dem Corium in die Epidermis eingewandert seien, mit den Beobachtungen unvereinbar.

Demgegenüber nimmt Ehrmann für die Chromatophoren der Epidermis auch bei der Froschlarve eine Abstammung von den Chromatophoren des Coriums an. In der Art, die schon oben geschildert wurde, sollen diese, die Abkömmlinge der „primären Melanoblasten" sind, in die Epidermis hineinwachsen. Sie sollen aber weiterhin auch Pigment in die Epithelzellen selbst übertragen, nachdem aus diesen das originäre (vom Ei stammende) Pigment entfernt wurde. Das Pigment der Epidermis des erwachsenen Frosches würde somit nach Ehrmann nur aus den primären Melanoblasten stammen. Die letzteren Anschauungen Ehrmann's gründen sich hauptsächlich auf Beobachtungen an Salamandra, da diese Form originär pigmentlose Eier besitzt, und somit das Auftreten des wirklich embryogenen Pigmentes genauer verfolgt werden kann. Hier ist nach Ehrmann nachweisbar, dass die Pigmentation des Integumentes von innen nach aussen erfolgt; beim Frosch erfolgt sie in der ersten Periode scheinbar von aussen nach innen, weil das aus dem mütterlichen Organismus in den Embryo herübergenommene Pigment sich in der Epidermis anhäuft, und das neu entstandene Pigment erst später hinzukommt.

Dem Geschilderten zufolge bestehen über die Herkunft des Pigmentes in der embryonalen und larvalen Epidermis noch principielle Widersprüche. Besonders wichtig wäre auch, das Schicksal des Oberhautpigmentes bei einer Rana-Species durch alle Stadien hindurch bis zum ausgebildeten Zustand zu verfolgen was bisher nicht geschehen ist.

Wanderzellen im Epithel der Froschlarven-Epidermis sind beschrieben worden. Nach Kodis (1889) ist wenigstens eine Anzahl der Elemente, die in der Epidermis des Froschlarven-Schwanzes als Wanderzellen imponiren, aus der Metamorphose von Epithelzellen hervorgegangen („Leukocytoide").

Vascularisirung der Epidermis zur Zeit der Metamorphose. Nach der Darstellung von Maurer (1898) treten am Ende der Larvenperiode Blutgefässe in eine eigenthümliche enge Beziehung zur Epidermis. Es bildet sich (bei *Rana esculenta* und *R. fusca*) am Ende der Larvenperiode im Zusammenhang mit der Entwickelung des Hautdrüsenapparates die subepitheliale Bindegewebsschicht (das *Stratum spongiosum*) aus, und in sie hinein wachsen Blutgefässe, welche eine subepitheliale Capillarauflösung erfahren. Viele von den Capillaren dringen bis in die Epidermis hinein vor. Diese Einrichtung des Gefässapparates erfährt zur Zeit der Metamorphose eine hochgradige Steigerung, so dass während dieser Periode ein mächtiger subepidermoidaler Capillarplexus besteht, von dem aus zahlreiche Capillaren in geschlängeltem Verlaufe in die Epidermis eindringen. Sie erstrecken sich in vielen Fällen bis an die basale Fläche der oberflächlichsten Zellenlage der Epidermis. Kurze Zeit nach der Metamorphose ist ohne künstliche Injection von dieser Einrichtung Nichts mehr nachzuweisen. (Doch ist sie möglicher Weise in geringerer Ausbildung vorhanden.) Maurer beschreibt die geschilderten Vorgänge hauptsächlich von den

beiden Seitenwülsten des Rückens und macht darauf aufmerksam, dass auch die *A. cutanea magna* sich, nach Goette, erst während der Metamorphose entwickelt. Da ein Hauptast dieser Arterie (der *R. dorsalis*, siehe Theil II, S. 291) sich in dem Gebiete des Seitenwulstes verzweigt, so liegt es in der That nahe, die geschilderte „Vascularisirung der Epidermis" mit der Hautrespiration in Verbindung zu bringen. Die starke Ausbildung der Vascularisirung zur Zeit der Metamorphose kann, nach Maurer's Anschauung, damit zusammenhängen, dass zur Zeit der Metamorphose die Kiemen als respiratorische Organe nicht mehr functioniren, andererseits aber die Lungenathmung, wegen der Umbildung des Mundes und des Hyobranchialskelettes, noch nicht regulär in Gang kommen kann. Es werden für diese Periode somit Einrichtungen nothwendig, welche hier vicariirend eintreten können. Das wird erreicht durch die temporär gesteigerte Ausbildung jenes Blutgefässplexus in der Haut.

Das Verhalten der Nerven und Sinnesorgane in der larvalen Epidermis wird später behandelt werden.

2. Das Corium.

2. Das Corium (Die Lederhaut).

An der Lederhaut des Frosches werden gewöhnlich drei Schichten, ein *Stratum superius*, *Stratum medium* und *Stratum inferius* unterschieden; es dürfte aber richtiger sein, die letztgenannte unterste Schicht nicht dem Corium, sondern der *Tela subcutanea* zuzuzählen. Somit bleiben für das Corium zwei Lagen übrig, die als *Stratum spongiosum* und *Stratum compactum* bezeichnet werden mögen.

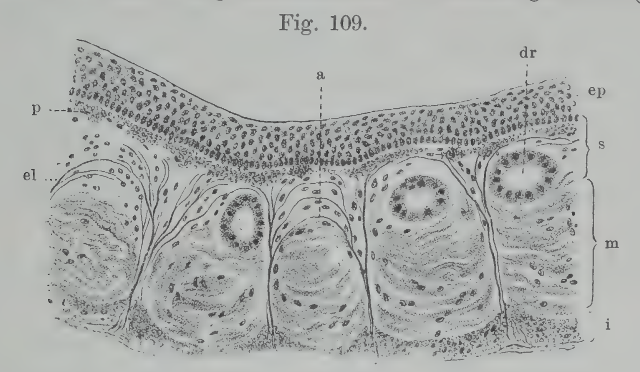
Entwickelungsgeschichtlich bildet sich das *Stratum spongiosum* erst mit dem Auftreten der Drüsen. Vorher liegt die compacte Cutislamelle der Epidermis unmittelbar an. Sie ist nach C. Rabl (1889) ein Product der oberflächlichsten subepidermalen Bindegewebszellen; nach Maurer's Auffassung betheiligen sich daran auch die basalen Epidermiszellen. Auch die Zellen des *Stratum spongiosum*, das sich zwischen der Epidermis und der compacten Cutis ausbildet, stammen nach Maurer zum Theil von basalen Epidermiszellen. Und schliesslich geht nach Maurer von gewissen birnförmigen Elementen, die sich unter den letzteren finden, auch die Bildung glatter Muskelzellen aus, die später das Corium durchsetzen.

a) *Stratum spongiosum.*

Die oberflächliche, lockere Schicht des Coriums ist vor Allem durch die Einlagerung der sehr zahlreichen Drüsen charakterisirt (daher Drüsenschicht der Cutis, Stieda) und in ihrer Ausbildung von diesen abhängig. Wo die Drüsen sehr gross sind, wie z. B. an den Seitenwülsten des Rückens, ist das *Stratum spongiosum* sehr dick und übertrifft sogar das *Stratum compactum* sehr erheblich an Dicke; an anderen Stellen, bei kleineren Drüsen, besitzen das *Stratum spongiosum* und das *Stratum compactum* die gleiche Dicke; an noch anderen Stellen überwiegt das *Stratum compactum*. An manchen Partien, so am Rücken zu beiden Seiten der dicken Drüsenwülste oder an der

Haut von der Innenseite des Oberschenkels (*R. esculenta*), wo die Drüsen klein sind und zudem sehr spärlich stehen, ist in den weiten drüsenlosen Gebieten ein *Stratum spongiosum* kaum vorhanden; das dicke *Stratum compactum* bleibt von der Epidermis nur durch eine sehr dünne Zone lockeren, gefässeführenden Gewebes getrennt (Fig. 121).

Fig. 109.



Querschnitt durch die Bauchhaut von Rana esculenta. 100/1. Nach W. Tonkoff.
ep Epidermis. p Pigment.
s Stratum spongiosum des Coriums. el Elastische Fasern.
m Stratum compactum des Coriums. a Anastomosen von solchen.
i Tela subcutanea. dr Drüsen.

Papillen des Coriums. In ausgedehnten Gebieten der Haut ist die Grenzfläche zwischen der Epidermis und dem Corium eine ziemlich ebene, abgesehen von leichten Unebenheiten, die durch die Drüsen bewirkt werden können. Doch kommen auch wirkliche Papillen des Coriums vor. Ein Hautgebiet, in dem das besonders der Fall ist, ist die Daumenschwiele, die namentlich beim brünstigen Männchen sehr bedeutende papilläre Erhebungen des Coriums aufweist. Ferner finden sich, wie Stieda (1865) zuerst hervorgehoben hat, Papillen des Coriums über den äusseren Enden der mächtigeren von den später zu schildernden perforirenden Faserbündeln, besonders an der Rückenhaut, wo die genannten Faserbündel ganz besonders stark sind und reichliche glatte Muskelzellen führen (Eberth 1869). Andererseits findet sich über manchen der perforirenden Faserbündel nicht sowohl eine Erhebung des Coriums, als vielmehr eine knospenförmige Einsenkung der Epidermis (über den Enden von Muskelzellen, Maurer; doch auch über solchen von elastischen Fasern). Die zwischen diesen Stellen gelegenen Coriumpartien bilden dann flache Erhebungen. Schliesslich erhebt sich, wie Merkel (1880) zuerst gezeigt hat, das Corium im Gebiete der grösseren Tastflecke zu niedrigen Papillen, und diesen Papillen-

bildungen schliessen sich die an, die beim brünstigen Weibchen von *Rana fusca* die Grundlage der Brunstwarzen bilden (Huber 1887). Des Genaueren wird auf diese Papillen an anderen Orten eingegangen werden. (Papillen und Epidermisverdickungen über den perforirenden Faserbündeln: siehe glatte Muskelzellen des Coriums; Daumenschwiele: siehe Bau einiger besonders modificirter Partien der Haut; Tastflecke und Brunstwarzen: siehe Sinnesorgane der Haut.)

Bau des *Stratum spongiosum*. Die Grundlage des *Stratum spongiosum* ist ein lockeres, unregelmässig verfilztes feinfaseriges Bindegewebe, das ausser den Drüsen noch zahlreiche Blut- und Lymphgefässe, Pigmentzellen und Nerven enthält. Es lassen sich an ihm noch mehrere Lagen unterscheiden.

α. Dicht unter der Epidermis bildet das Corium meistens zunächst eine schmale pigmentfreie und daher helle Lage, die als Grenzlamelle bezeichnet werden mag (homogener Grenzsaum, Stieda). An ihrer Oberfläche trägt sie kleine Zähnchen, die zwischen die feinen Fortsätze der basalen Epidermisschicht eingreifen. Sie sind um so deutlicher ausgeprägt, je besser entwickelt die Fortsätze der Epidermiszellen sind.

Stieda beschrieb diese Lage als homogenen Grenzsaum und schilderte sie als eine homogene, feste, das Licht stark brechende, gegen Alkalien sehr resistente Membran von 0,007 mm Durchmesser. Schon Eberth macht darauf aufmerksam, dass diese Schicht nicht homogen ist, sondern von zahlreichen Ausläufern der tiefer gelegenen Bindegewebs- und Pigmentzellen durchsetzt wird. Vielfach finde ich Bindegewebskerne dicht unter dem Epithel, ohne dass eine besondere „homogene" Lage zwischen ihnen und dem Epithel nachweisbar wäre — wenigstens nicht in der Dicke, wie Stieda angiebt. Ja, selbst die Pigmentzellen drängen sich manchmal bis dicht an das Epithel heran, so dass eine besondere Grenzlage nicht unterschieden werden kann.

β. Unter der Grenzlamelle folgt eine dünne lockere Bindegewebsschicht, die noch von den Ausführungsgängen der Drüsen durchsetzt wird und wegen ihres Reichthums an Blutgefässen die Bezeichnung *Stratum vasculare* führen kann. Die Grundlage dieser Schicht ist ein lockeres Bindegewebe mit vielen stern- und spindelförmigen farblosen Bindegewebskörperchen und mit sehr zahlreichen Gefässen. Daneben ist diese Schicht ausgezeichnet durch die Einlagerung sehr zahlreicher Pigmentzellen. An den gefärbten Partien der Haut sind zweierlei Arten von solchen Pigmentzellen zu unterscheiden; die oberflächlicher gelegenen gelben oder grauen Xantholeukophoren (stellenweise auch nur Leukophoren oder Xanthophoren) und die tiefer, in engerer Nachbarschaft der Gefäſse gelagerten dunklen ver-

ästelten Melanophoren. An den farblosen Partien fehlen die Melanophoren oder sind nur ganz vereinzelt vorhanden; die Xantholeukophoren können vorhanden sein. Ausführlich werden die Pigmentzellen in einem besonderen Abschnitt zur Sprache kommen.

γ. Die unterste, aber mächtigste Lage des *Stratum spongiosum* ist die Drüsenschicht, *Stratum glandulare.* Ihre Grundlage ist ein lockeres Bindegewebe, von weiten Lymphspalten durchbrochen, welches sehr zahlreiche stern- und spindelförmige unbewegliche und viele amoeboide Zellen enthält (Eberth). Auch dunkle Pigmentzellen (Melanophoren) finden sich hier und da, besonders an der Rückenhaut, in ihm. In diese Schicht sind die Drüsen der Haut eingelagert.

b) *Stratum compactum.* (Schicht der wagerechten Fasern, Stieda.)

Das *Stratum compactum* des Coriums besteht in der Hauptsache aus Bindegewebslamellen, die parallel zur Oberfläche der Haut, in leicht welligem Verlaufe hinziehen. Die Begrenzungsfläche des *Stratum compactum* gegen das *Stratum spongiosum* ist keine ebene, sondern ebenfalls eine leicht wellige. Unter den Drüsen bildet das *Stratum compactum* Mulden oder Thäler, während es sich zwischen den Drüsen zu Kuppen oder Hügeln erhebt (Fig. 120). Die Niveaudifferenzen beider hängen ab von der Grösse der Drüsen: die grossen Drüsen buchten das *Stratum compactum* tief ein und lassen die zwischenliegenden Partien desselben als höhere Kuppen gegen das *Stratum spongiosum* vorspringen; wo die Drüsen klein sind, sind auch die Erhebungen und Vertiefungen niedriger.

Ein besonders eigenthümliches Aussehen bietet die oberste Schicht des *Stratum compactum*, die daher der übrigen Hauptmasse gegenüberzustellen ist (Figg. 120, 121). Kastschenko (1882) bezeichnet diese bei *Rana esculenta* ziemlich dicke Grenzschicht aus gleich zu erwähnendem Grunde als siebförmige Hautschicht, und diesen Namen mag sie bis auf Weiteres behalten. Kastschenko fand die Schicht bei Thieren (*Rana esculenta*), die mit Krapp gefüttert waren, rosaroth gefärbt, er konnte nur ihre Zusammensetzung aus Körnern constatiren, aber weder zellige Elemente isoliren noch Kerne nachweisen. Feine Bindegewebsfasern dringen aus der darunter gelegenen Schicht in die Körnerschicht hinein.

Schon Eberth (1869) hat die Siebschicht als etwas Besonderes erkannt und beschrieben. Nach ihm verhält sie sich bei *Rana fusca* und *R. esculenta* etwas

verschieden. Bei *R. fusca* ist sie dünn und wird von einer feinkörnigen Masse gebildet, die sich in sehr zarte, viele feine Ausläufer tragende und mit einander anastomosirende, graugelbe, kernhaltige Zellen auflöst, die schwache Interferenzerscheinungen zeigen. Bei *R. esculenta* findet Eberth statt dieser zarten gelben Linie einen breiten gelben Saum, der nur aus interferirenden feinen Bindegewebsfäserchen besteht. — An eigenen Präparaten von *R. esculenta* finde ich die Schilderung von Kastschenko im Wesentlichen bestätigt. Die Siebschicht ist nicht bei allen Behandlungsmethoden als etwas Besonderes erkennbar. Recht deutlich ist sie an Präparaten, die nach v. Gieson gefärbt sind. Sie besitzt in ihnen einen leicht violetten Schimmer und zeigt, im Gegensatz zu der übrigen Hauptmasse des *Stratum compactum*, eine sehr dichte Structur; eine Schichtung in horizontale Lamellen ist durchaus nicht erkennbar. Wohl aber steigen feine Fasern aus der unterliegenden Schicht in verticaler Richtung in sie auf. Kerne oder Zellen sind in ihr nicht nachweisbar. Ob das granulirte Aussehen, das die Schicht darbietet, von wirklichen körnigen Bildungen herrührt oder nur der Ausdruck eines sehr feinen faserigen Filzwerkes ist, vermag ich nicht zu sagen und verdiente eine besondere Untersuchung.

Die Siebschicht wird von Stelle zu Stelle durch die später zu schildernden perforirenden Faserbündel durchsetzt (daher eben „siebförmig") und schlägt sich, wie Kastschenko zutreffend darstellt, an den Oeffnungen etwas nach innen um, die perforirenden Bündel mit kurzen trichterförmigen Scheiden bekleidend (Fig. 120.) — Die Siebschicht begrenzt das *Stratum compactum* nach aussen hin gegen das *Stratum spongiosum*. Diese Grenze ist eine scharfe; die Oberfläche der Siebschicht erscheint glatt. Ihre Verbindung mit dem *Stratum spongiosum* wird hauptsächlich durch die perforirenden Bündel hergestellt; zwischen diesen ist die Verbindung eine lockere.

Stellenweise findet man das *Stratum spongiosum* von der Siebschicht durch eine Spalte getrennt. Da an den glatten Wänden dieser Spalten (d. h. an der Oberfläche der Siebschicht und der Unterfläche des *Stratum spongiosum*) manchmal Kerne nachweisbar sind, so dürften sie zum Theil wenigstens wirkliche präformirte Räume (Lymphräume) darstellen, eine Auffassung, die durch die Angaben Langer's über die Lage des subepidermalen Lymphgefässnetzes unterstützt wird (siehe Lymphgefässe der Haut).

Nach innen geht die Siebschicht ohne scharfe Grenze in die Hauptmasse des *Stratum compactum* über. Diese besteht, wie bemerkt, aus gleichbreiten Faserlamellen, die parallel zur Haut in leicht welligem Verlaufe hinziehen. Die Fasern kreuzen sich in den Lamellen meist unter rechten Winkeln, ein Verhalten, das auf Flächenschnitten deutlich wird. Die oberflächlicheren Lagen besitzen noch ein mehr lockeres Gefüge; die tiefen Schichten sind dichter, regelmässiger. Zwischen den Lamellen liegen die Bindegewebszellen; Blut- und Lymphgefässe fehlen den horizontalen Faserschichten (C. Langer).

Die Masse der Horizontalfasern wird von vertical aufsteigenden

Elementen durchsetzt, von denen sich zweierlei Kategorien unterscheiden lassen. Es finden sich zunächst isolirte dünne Bindegewebsbündelchen, die, an manchen Stellen zahlreicher, an anderen spärlicher, vom subcutanen Gewebe aus durch die wagerechten Fasern hindurch aufsteigen und in den oberen lockeren Partien des *Stratum compactum* in die wagerechte Richtung umbiegen. Sie scheinen die Siebschicht nicht zu durchsetzen. Diese solitären Faserbündelchen sind oft sehr schwer zu sehen, manchmal aber sehr deutlich. Sie bedingen keine nennenswerthe Alteration in der Masse der wagerechten Fasern. In der Rückenhaut finden sich auch vereinzelte senkrecht aufsteigende Muskelzellen, wenn auch spärlich (Eberth).

Von grösserer Bedeutung sind kräftige perforirende Bündel, die Stieda als senkrechte oder aufsteigende Faserzüge bezeichnet, die aber aus sehr verschiedenartigen Elementen bestehen. In ihre Zusammensetzung gehen ein: Gefässe, Nerven, Bindegewebs-, elastische Fasern und glatte Muskelfasern. Dazu können noch einzelne Pigmentzellen (Melanophoren) kommen. Die meisten dieser Gebilde hängen mit den entsprechenden Elementen der *Tela subcutanea* zusammen, durchsetzen das ganze Corium und gelangen bis dicht unter die Epidermis, wo sie sich mit den Elementen des *Stratum spongiosum* in verschiedener Weise verbinden. Sie stellen somit eine Verbindung der beiden lockeren Gewebsschichten her, zwischen denen der kräftige Grundstock des Coriums (das *Stratum compactum*) liegt. An den Stellen, wo diese aufsteigenden Bündel vom subcutanen Gewebe aus in das Corium eindringen, zeigt der untere Rand des *Stratum compactum* Einziehungen. Die ganze Masse des letzteren erscheint auf senkrechten Hautdurchschnitten durch die aufsteigenden Bündel in einzelne Abschnitte zerlegt.

Innerhalb der aufsteigenden Bündel ist das Massenverhältniss der sie bildenden Componenten, namentlich der Bindegewebs- und Muskelfasern, nicht überall das gleiche. So überwiegen, nach Eberth, in der Haut des Bauches die bindegewebigen Elemente, während die Muskelfasern hier sehr selten sind. Dagegen sind die Muskelzellen besonders in der Haut des Rückens stark vertreten. Viele der perforirenden Faserbündel bestehen, nach Eberth, der Hauptmasse nach überhaupt nur aus Muskeln und einigen sie begleitenden feinen Bindegewebsfibrillen. Am Bauch, sowie an der Vorder- und Innenfläche der Oberschenkel bestehen die perforirenden Faserbündel fast nur aus Bindegewebe und führen selten Muskeln. Sie fahren daher gewöhnlich schon in der Drüsenschicht und dem Grenzsaum pinselförmig aus einander.

Von den Componenten der perforirenden Bündel sind hier zunächst die glatten Muskelzellen und die elastischen Fasern

zu behandeln; Pigmentzellen, Gefässe und Nerven kommen später zur Sprache.

Glatte Muskelzellen.

Glatte Muskelzellen.

Die Menge der glatten Muskelzellen schwankt, wie schon angedeutet, in den verschiedenen Hautgebieten nicht unbeträchtlich. Besonders zahlreiche Muskeln besitzt, nach Eberth, die Haut des Rückens, der Stirn und des Nackens; viel spärlicher sind sie schon in der Haut über der Rückenfläche der Extremitäten. Sehr arm an glatten Muskeln ist die Haut des Bauches, der Brust und der Vorderseite der Extremitäten. Die Nickhaut sowie die Haut der Hände und Füsse scheinen der Muskeln vollkommen zu entbehren, oder solche nur in ausserordentlich geringer Zahl zu besitzen. Eine Verschiedenheit in der Menge der glatten Muskelzellen besteht auch nach Species: *Rana esculenta* besitzt deren bedeutend weniger als *R. fusca* (Eberth).

Die glatten Muskelzellen bilden durch ihre Aneinanderlagerung kleine Muskelchen, die in den aufsteigenden Faserbündeln liegen. Nach Eberth beginnen sie der Regel nach erst in den mittleren Lagen des *Stratum compactum*, und nur hin und wieder nehmen sie schon in der *Tela subcutanea* ihren Anfang. Nach Maurer und Ficalbi ist das letztere Verhalten (Beginn der Muskeln in der *Tela subcutanea*) die Regel. Bedeutungsvoller ist die Controverse, die bezüglich des äusseren (oberen) Endes der Hautmuskelchen besteht. Nach Eberth endigen sie unter dem Epithel, die grösseren in besonderen Papillen des Coriums, nach Maurer gehen sie unmittelbar in das Epithel über.

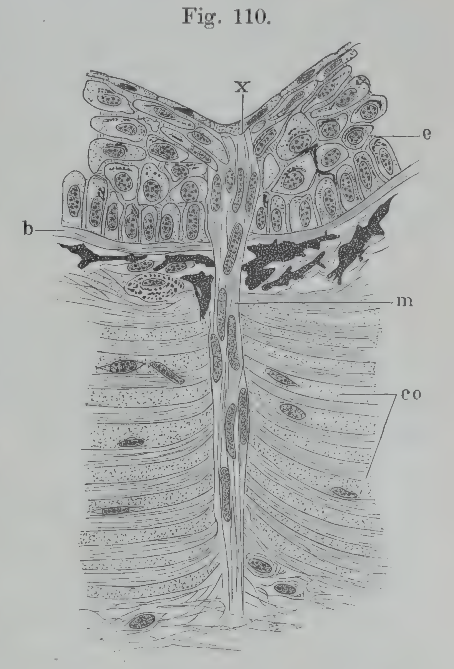
Ueber den äusseren Enden der stärkeren Muskelbündel, also besonders an der Haut des Rückens, findet Eberth kleine pilzförmige Papillen des Coriums, Bildungen der pigmentfreien Grenzlamelle, und als solche an ihrer Oberfläche auch mit feiner Zähnelung versehen. Die Muskelenden erstrecken sich in die Papillen hinein und reichen bis fast an die basalen Zähnchen der Cylinderzellschicht heran. Eberth beschreibt sie als ein Büschel etwas glänzender spiraliger Fäserchen, die nach oben in der knopfförmigen Anschwellung der Papille divergiren. Jedes Fäserchen entspricht einer Muskelzelle und ist nur das spiralig gewundene feine fadenförmige Ende derselben. Am Bauch, an der Vorder- und Innenfläche der Oberschenkel, wo die perforirenden Faserbündel fast nur aus Bindegewebe bestehen und selten Muskeln führen, sind die Hautpapillen der Zahl wie der Grösse nach äusserst schwach entwickelt und jedenfalls nicht constant (Eberth).

Sehr anders lautet die Darstellung von Maurer (1894, 1895). Nach diesem gehen die glatten Muskelzellen unmittelbar in Epidermiszellen über. An den Stellen, wo die Muskelbündel endigen, findet Maurer circumscripte Modificationen der Epidermis: das *Stratum corneum* ist leicht grübchenförmig in die Tiefe

gezogen, und darunter liegen Zellen, die stark faserartig verlängert sind und sich spitz ausgezogen in das Corium hinein strecken. Hier schliessen sich ihnen die glatten Muskelzellen an. Der homogene Grenzsaum fehlt an diesen Stellen. Nach Maurer's Auffassung besteht also hier ein unmittelbarer Anschluss der Epidermiszellen an die glatten Muskelzellen, der sich erklärt durch die Genese: nach Maurer entstehen die glatten Muskelzellen als Bildungen der Epidermis. Dieser Schilderung und Auffassung Maurer's schliesst sich Ficalbi (1896) im Wesentlichen an (für *Hyla arborea*).

Auf Grund eigener Präparate kann ich zunächst die niedrigen papillären Erhebungen des Coriums bestätigen, die sich über den äusseren Enden der stärkeren perforirenden Bündel, besonders an der Rückenhaut, finden, und die schon von Stieda (1865), Ciaccio (1867) und Eberth (1869) gesehen und beschrieben worden sind. Sie haben eine entsprechende Umordnung der basalen Epithelzellen zur Folge; die Grenze der Papille gegen das Epithel finde ich meist deutlich erkennbar. (Eberth hat ein instructives Bild solcher Papillen gegeben am Querschnitt eines Hautstückes, von dem das Epithel entfernt ist.) — In anderen Fällen finde ich Bilder, wie Maurer sie beschreibt: die Papille fehlt, und die Muskelzellen schliessen sich unmittelbar an die Epithelzellen an, die sich, verlängert, in das Corium hinein erstrecken. (Auch Eberth bemerkt, dass die Papillen häufig fehlen.) Die von Maurer beschriebene Einsenkung der Epidermis über diesen Partien ist nicht regelmässig vorhanden, — wahrscheinlich hängt das mit dem Zustande der Muskelfasern zusammen. Ob wirklich zweierlei verschiedene Arten der Endigung der Muskeln vorkommen, verdiente wohl specielle Untersuchung.

Fig. 110.



Senkrechter Schnitt durch die Rückenhaut von Rana temporaria. Nach F. Maurer (1895).

e Epidermis.
co Stratum compactum des Coriums.
b Grenzlamelle des Coriums („Basalmembran").
m Glatte Muskelzellen.
x Zusammenhang dieser Muskelzellen mit den oberflächlichsten verhornten Zellen der Epidermis.

Was die physiologische Bedeutung der glatten Hautmuskeln anlangt, so constatirte Eberth, dass, wenn einem Frosch (*Rana fusca* ist besser als *R. esculenta*) die *Medulla oblongata* durchschnitten wird, oft schon nach wenigen Secunden oder nach einigen Minuten eine deutliche Runzelung der Haut, eine wirkliche *Cutis anserina*, eintritt. Dies war jedoch das einzige; ein merklicher Einfluss der Muskelcontractionen auf die Entleerung der Drüsensecrete konnte nicht beobachtet werden. Durch Reizung der Haut mit dem constanten Strome war eine Contraction der Muskeln nicht hervorzurufen. Das unter besonderen Umständen zu beobachtende Auftreten einer *Cutis anserina* bei manchen Batrachiern führt auch Leydig (1876) auf Contractionszustände der

glatten Hautmuskelchen zurück. Maurer schliesst aus dem Verlaufe der Muskeln, dass ihre Contraction auf dreierlei Organe wirken wird: die Hautdrüsen, die Blutcapillaren und die Chromatophoren. Dann dürfen wohl auch die Lymphgefässe der Haut noch mit hinzu genannt werden.

Zur Literatur. Die glatten Muskelzellen in den perforirenden Faserbündeln der Froschhaut wurden 1856 von A. Hensche entdeckt (bei *Rana fusca*). Leydig (1857) und Stieda (1865) vermochten sich von ihrer Existenz nicht zu überzeugen, wohingegen Eberth (1869) sie sehr genau und ausführlich schilderte. Eberth hat vor Allem auch ihr Vorkommen an den verschiedenen Körpertheilen erstmalig festgestellt und ihre Endigungen genauer verfolgt. Später hat auch Leydig (1876, 1892) sie anerkannt. Neuerdings (1894, 1895) sind sie von Maurer wiedergefunden worden. — Angemerkt sei noch, dass früher und auch neuerdings sogar hin und wieder die horizontalen Bindegewebslamellen des Coriums für Muskelzelllagen genommen worden sind (vergl. hierüber: Leydig, 1892).

Elastische Fasern.

Elastische Fasern.

Das Verhalten der elastischen Fasern des Coriums wurde zuletzt von Tonkoff genau beschrieben (siehe Fig. 109, nach Tonkoff, ein Präparat darstellend, in dem die elastischen Fasern durch elective Färbung sichtbar gemacht sind). Nach Tonkoff verlaufen diese Fasern, die sich durch ihre Zartheit auszeichnen, innerhalb der perforirenden Bündel durch das *Stratum compactum*, ohne ihre Richtung zu verändern; Fasern, die in verschiedenen, wenn auch benachbarten Bündeln verlaufen, anastomosiren im Bereiche dieser Schicht nie mit einander, und überhaupt finden sich zwischen den wagerechten Bindegewebslagen ausser den aufsteigenden elastischen Fasern keine anderen. Nach Durchsetzung der compacten Coriumschicht lösen sich die elastischen Fasern unvermittelt in eine grosse Anzahl noch feinerer Fäserchen auf; viele von ihnen setzen ihre Bahn in der früheren Richtung fort, durchdringen die ganze spongiöse Schicht des Coriums und verlieren sich, immer feiner und feiner werdend, schliesslich dicht unter dem Epithel. Andere Fasern nehmen mehr oder weniger schräge Richtung an, wobei Fasern verschiedener Bündel nicht selten Anastomosen mit einander eingehen; so entstehen elastische Arcaden, die in der oberflächlichen Schicht der Haut verlaufen. Alle die genannten elastischen Fasern stehen in nächster Beziehung zu den Hautdrüsen, sie bilden einen Bestandtheil der bindegewebigen Hülle der letzteren und gewinnen, indem sie als zartes Netzwerk den Körper der Drüse fast von allen Seiten umspinnen, eine, wie Tonkoff meint, nicht zu unterschätzende Bedeutung bei der Entleerung des Secretes. Die geschilderten elastischen Fasern sind in wechelndem Grade in den verschiedenen Hautregionen nachweisbar; in der Bauchgegend z. B.

sind sie sehr stark. Sehr kräftig und zahlreich finde ich sie auch in der Haut der Hand und der Finger.

Vielfach sah ich, so an den Schwimmhäuten der Füsse, die Epithellage über dem äusseren Ende eines Bündels elastischer Fasern gegen das Corium verdickt vorspringen oder selbst einzelne der basalen Zellen spitz ausgezogen, gewissermaassen in das Corium hineingezogen. Es deutet das auf eine besonders feste Verbindung der elastischen Fasern mit dem Epithel hin.

3. Die *Tela subcutanea* (Das Unterhautgewebe).

3. Die Tela subcutanea (das Unterhautgewebe).

Ein subcutanes Gewebe, das die continuirliche Verbindung des Coriums mit den Muskeln oder Knochen herstellt, besteht nur in beschränkten Gebieten der Körperoberfläche. An solchen Stellen, wie z. B. an manchen dicken Septis der Hand, findet sich unter dem compacten Stratum des Coriums eine dicke Lage lockeren Gewebes, die grössere Gefässäste und Nerven einschliesst und reich an elastischen Fasern ist. Das Gewebe geht unmittelbar in das intermusculäre Gewebe über.

An den meisten Theilen des Körpers wird die Haut durch die weiten, ausgedehnten subcutanen Lymphsäcke abgehoben, und nur die dünnen Septa, die zwischen diesen bestehen bleiben, repräsentiren dann in ihrer bindegewebigen Grundlage noch Reste eines continuirlich von der Oberfläche in die Tiefe reichenden subcutanen Gewebes. Im Gebiete der Lymphsäcke selber müssen aber wohl die beiden Grenzschichten, an die sich das Endothel des Lymphsackes anlegt, die äussere unter dem *Stratum compactum* des Coriums und die innere, die die Muskeln oder Knochen überzieht, als Repräsentanten des subcutanen Gewebes aufgefasst werden. Dasselbe ist hier gewissermaassen durch den Lymphraum in zwei Lamellen, eine äussere und eine innere, gespalten.

Die äussere dieser Lamellen, gewöhnlich als unterste Schicht des Coriums bezeichnet, bildet unter dem *Stratum compactum* desselben eine nicht sehr dicke Lage lockeren, feinfaserigen Gewebes, dem sich viel elastische Fasern, zahlreiche Blutgefässe und Nerven beigemengt finden. An manchen Stellen liegen in ihm auch sehr zahlreiche sternförmige, mit einem grauen körnigen Inhalt gefüllte Zellen (Interferenzzellen). Sie sind besonders stark entwickelt an den Gegenden, welche der oberflächlichen Pigmentschicht entbehren, z. B. in der Bauchhaut, und verleihen diesen Gegenden die weisse

Farbe und den leichten Silberglanz. Gegen den subcutanen Lymphraum hin wird dieses Gewebe durch ein Endothel abgeschlossen.

Der Reichthum dieser äusseren Lage der *Tela subcutanea* an elastischen Elementen ist sehr beträchtlich. Nach Tonkoff (1900) vereinen sich die elastischen Fasern hier in grosser Anzahl zur Bildung loser Bündel, welche unter mehrfachen Kreuzungen und Anastomosen nach verschiedenen Richtungen hin verlaufen, wobei zwischen den einzelnen Bündeln Zwischenräume entstehen, die häufig ovale Form darbieten. Es sind jedoch auch diese Räume nicht ganz frei von elastischen Fasern; vielmehr beherbergen sie ein sehr zartes Netzwerk, dessen Fasern unter verschieden grossen Winkeln sich von den vorerwähnten Bündeln abzweigen. Von diesem reichen Netzwerk elastischer Fasern gehen die schon erwähnten aufsteigenden Züge aus.

Die innere Lamelle der *Tela subcutanea* finde ich im Gebiete der subcutanen Lymphsäcke der Hand und der Finger von *Rana esculenta* sehr dünn, viel dünner als die äussere Lamelle, und wie diese sehr reich an elastischen Fasern, besonders wo sie Muskeln bedeckt. Auch sie schliesst mit dem Endothel des Lymphraumes ab. Sie hängt mit dem in die Tiefe dringenden intermusculären Gewebe zusammen.

Dass die unterste Lage der Haut gegen die subcutanen Lymphräume hin als subcutanes Gewebe aufzufassen ist, wurde schon von mehreren Seiten ausgesprochen. So nennt Eberth sie „das eigentliche Unterhautzellgewebe“, und Langer erklärte, dass durch diese Schicht das eigentliche subcutane Gewebe „ersetzt“ werde. Auch Kastschenko (1882) bezeichnet die Schicht als subcutanes Zellgewebe.

Die Anschwellung der Haut beim brünstigen Männchen von Rana fusca.

Die Anschwellung der Haut beim brünstigen Männchen von *Rana fusca.*

Auf S. 460 wurde die Thatsache erwähnt, dass beim brünstigen Männchen von *Rana fusca* die Haut namentlich an den Seiten des Körpers beträchtlich anschwillt. Leydig (1868 und 1892) verdanken wir über diese Erscheinung genaueren Aufschluss; ich gebe seine Anschauungen im Nachfolgenden wieder.

Die geweblichen Veränderungen, die der Anschwellung der Haut zu Grunde liegen, betreffen das Corium und die *Tela subcutanea.* Am Corium bleibt das *Stratum spongiosum* ziemlich unverändert, das *Stratum compactum* dagegen verdickt sich sehr erheblich und wandelt sich in ein „gallertiges Bindegewebe“ um. Im subcutanen Gewebe sind es die grossen subcutanen Lymphräume, die Veränderungen aufweisen. Sie erscheinen nicht bloss sehr ausgedehnt und mit reichlicher Lymphe gefüllt, sondern die letztere ist „von gallertigem Wesen“ geworden, vom Aussehen des Glaskörpers im Auge oder wie embryonales Bindegewebe. In der Gallerte finden sich Zellen und Fasern. Die Zellen sind granulär, bald rundlich, bald länglich, häufig mehrstrahlig; ihre Ausläufer bilden einen Theil des faserigen Fachwerkes. In Folge der Entwickelung dieses gallertigen Gewebes in den subcutanen Lymphräumen des Rückens und der Seiten gehen jetzt die Nerven nicht mehr frei durch diese Räume hindurch, sondern werden von der Gallerte umgeben.

Leydig betrachtet als den ersten Vorgang, der zu diesen Veränderungen führt, die Füllung der Lymphräume mit Wasser. Dieses gelangt durch die Intercellularräume der Epidermis in das Corium, und durch die Lymphräume desselben in die subcutanen Lymphsäcke. (Da es besonders das *Stratum compactum* der Lederhaut ist, welches anschwillt, dieses aber in seinen horizontalen Fasermassen eigener Lymphräume entbehrt, so scheint mir die Durchtränkung weniger auf dem Wege der präformirten Lymphräume, als diffus zu erfolgen.) Die Wasseraufnahme in die Haut muss unter dem Einfluss des Nervensystems stehen und von diesem geregelt werden. Die Umwandlung des vorher rein flüssigen Inhaltes der subcutanen Lymphräume zu gallertigem oder embryonalem Bindegewebe erfolgt unter Betheiligung von einwandernden Zellen, die durch ihr Auswachsen das Fachwerk erzeugen, und unter Verdichtung der Zwischensubstanz. Diese zelligen Elemente betrachtet Leydig als Bindegewebszellen, doch ist es vielleicht nicht ausgeschlossen, dass auch Leukocyten (Wanderzellen) in Frage kommen.

Ueber die Art, wie sich die Hautschwellung zurückbildet, ist Näheres nicht bekannt.

Zieht man in Betracht, dass diese Schwellung nur bei *Rana fusca*, nicht aber bei der viel mehr im Wasser lebenden *Rana esculenta* eintritt, so drängt sich die Vermuthung auf, dass das Vermögen der Haut, Wasser zu resorbiren (oder vielleicht: sich gegen das Eindringen des Wassers abzuschliessen), bei beiden Species ein etwas verschiedenes ist. Vielleicht hängt das mit dem dickeren Gefüge der Haut von *Rana esculenta* zusammen. Man kann so zu der Anschauung kommen, dass die Anschwellung der Haut bei *Rana fusca* doch im gewissen Sinne etwas Pathologisches ist (wofür A. J. Mayer, nach Leydig's Zeugniss, sie hielt), ein nothwendiges Uebel, das von dem an das Wasser weniger angepassten Männchen von *Rana fusca* während der Laichzeit in Kauf genommen werden muss. Da das Weibchen die Schwellung nicht zeigt, so wird die Frage noch interessanter und regt zu einer Untersuchung über die Mechanismen an, die die Wasseraufnahme durch die Haut zu reguliren im Stande sind.

4. Pigmentzellen des Coriums und der *Tela subcutanea.*

4. Pigmentzellen des Coriums und der Tela subcutanea.

In erster Linie ist das Corium der Sitz der Elemente, auf denen die Färbung der Haut, sowie die Phänomene des Farbenwechsels beruhen. Die Pigmentirung der *Tela subcutanea* tritt dagegen, ebenso wie die der Epidermis, an Bedeutung zurück.

Die meisten Untersuchungen, die sich auf die Färbung der Froschhaut und auf die Elemente und Stoffe beziehen, die dabei in Frage kommen, sind an *Hyla arborea* angestellt worden. Die verschiedenen Rana-Species wurden, wenn überhaupt, so meistens nur im Anschluss an Hyla behandelt. Aus diesem Grunde möchte ich an dieser Stelle von dem sonst in diesem Werke eingehaltenen Vorsatz, nur Rana zu behandeln, eine Ausnahme machen und im Folgenden auch die Verhältnisse bei Hyla mit berücksichtigen; ja in dem später folgenden Capitel über Färbung und Farbenwechsel sind dieselben sogar zu Grunde gelegt. (Siehe dort auch die Schilderung über die normale Hautfärbung bei Hyla.) Es mag dabei hinzugefügt sein, dass von allen Untersuchern die Verhältnisse bei

Rana esculenta als principiell übereinstimmend mit denen bei *Hyla arborea* gefunden wurden. Am wenigsten bekannt sind die Dinge bei den braunen Fröschen.

a) Die Pigmente und die farbenbedingenden Stoffe.

a) Die Pigmente und die farbenbedingenden Stoffe.

Die Pigmentzellen oder Chromatophoren des Coriums und der *Tela subcutanea* werden unterschieden nach der Natur des Stoffes, den sie enthalten. Als solche Stoffe, die entweder selbst Pigmente sind oder für die Entstehung bestimmter Farben die Veranlassung abgeben, kommen folgende in Frage:

1. Ein brauner oder schwarzer Farbstoff, der zur Gruppe der Melanine gehört. Er bildet Körner, die sowohl im durchfallenden wie im auffallenden Licht braun oder schwärzlich erscheinen.

2. Ein Farbstoff, der zu der Gruppe der Lipochrome, d. h. der Fettfarbstoffe, gehört, der Einwirkung von Kali- oder Natronlauge widersteht, aber in Alkohol, Chloroform oder Aether löslich ist. Er ist von goldgelber Farbe und findet sich in Form von kleineren und grösseren Tröpfchen bei den grünen wie bei den braunen Fröschen. Die Löslichkeit des Lipochroms in Alkohol ist die Ursache, dass die gelben und grünen Farben bei Fröschen, die in Spiritus aufbewahrt werden, verschwinden und die Thiere, die vorher grün waren, lavendelgrau, graublau oder sogar schön blau werden (v. Wittich, 1854).

Genauere Angaben über das chemische Verhalten des gelben Farbstoffes in der Froschhaut, der bei der Entstehung des Grün eine Rolle spielt, finden sich besonders bei Krukenberg (1882). Dieser kommt auf Grund spectroskopischer Untersuchungen zu dem Schluss, dass dem Gelb in der Haut der Kröten und des Frosches ein und derselbe Farbstoffkörper zu Grunde liegt. Die Farbe concentrirterer Lösungen des Stoffes aus der Froschhaut ist in Alkohol, Aether, Chloroform ein ziemlich reines Gelb, während die Farbe verdünnterer Lösungen mehr gelbgrün erscheint; die Schwefelkohlenstofflösung des Körpers ist orangefarbig. Ausserordentlich leicht lässt sich der Farbstoff den Hauttheilen durch Erwärmen mit zweiprocentiger Sodalösung entziehen. — Dass dieser Farbstoff identisch ist mit dem gelben Pigment im Froschauge und in dem Fettkörper (dem „Lipochrin“), nimmt Kühne (1878) an.

3. Ein grauer oder weisslicher Körper, den Leydig als irisirendes Pigment bezeichnet hat, und der, wie Ewald und Krukenberg nachgewiesen haben, aus Guanin (nicht Guaninkalk) besteht. Er ist an sich kein Pigment, besitzt aber an der Erzeugung bestimmter Farben einen ganz besonderen Antheil. Stets tritt das Guanin in Form kleiner Körnchen auf, die auch Andeutungen einer krystallinischen Structur zeigen können. Sie lösen sich in Kali- oder Natronlauge. Von wesentlicher Bedeutung sind die optischen Erscheinungen, die

diese Körperchen darbieten. Sie erscheinen im durchfallenden Lichte rauchgrau oder bräunlich, im auffallenden Lichte weiss, unter Umständen aber in lebhaften Farben, namentlich blau, glitzernd. Dadurch gewinnen sie eben einen Antheil an der Färbung der Haut. Da diese Farben auf Interferenz zurückgeführt werden, so haben die Guaninkörnchen auch kurzweg die Bezeichnung Interferenzkörnchen (Biedermann) erhalten.

Die Guaninnatur dieser Körnchen ist schon seit längerer Zeit von Leydig vermuthet, aber erst 1882 von Ewald und Krukenberg festgestellt worden. Im Gegensatz zu Leydig, der die Körnchen mehrfach (1885, 1892) auch kurzweg als harnsäurehaltiges Pigment bezeichnet, heben die beiden anderen genannten Forscher hervor, dass nachweisbare Mengen von Harnsäure darin nicht enthalten seien.

4. Ein rother Farbstoff, der noch sehr wenig bekannt ist. Er kommt den braunen Fröschen zu und wird von v. Wittich, Lister und Biedermann erwähnt. Nach des Letzteren Angabe, wonach dieser rothe Farbstoff mit dem gelben zusammen vorkommen soll, liegt die Vermuthung nahe, dass auch er zu den Fettfarbstoffen oder Lipochromen gehört, unter denen auch rothe bekannt sind. Doch verlangt das eine besondere Untersuchung.

Ausser diesen Stoffen finden nun in der Literatur noch zwei andere Erwähnung, von denen es aber sehr zweifelhaft ist, ob sie wirklich von dem unter 3. genannten Guanin verschieden sind. Es sind das: 5. ein von Leydig als weisses, nicht irisirendes Pigment, und 6. ein von Ehrmann (1892) besonders unterschiedener und (mit irrthümlicher Berufung auf Leydig) als irisirendes Pigment bezeichneter Körper. Das weisse, nicht irisirende Pigment findet Leydig (1868) hauptsächlich bei Reptilien und an bestimmten Stellen bei Tritonen, es ist hier ebenfalls aus Körnchen gebildet. Von der Gattung Rana sagt Leydig später nur, dass es hier „nicht fehle“ (1876), ohne genauer auf sein Vorkommen und seine Bedeutung einzugehen. Der Stoff, den Ehrmann als irisirendes Pigment bezeichnet, ist, der Schilderung Ehrmann's entsprechend, ein spärlich vorkommender, körniger Körper, dessen Körnchen im durchfallenden Lichte in den verschiedensten Farben des Spectrums erscheinen, während sie im auffallenden Lichte ihre Farbe in die complementäre verändern. Es sind also Körper, welche durchsichtig sind, in denen aber die Lichtstrahlen beim Durchtritte interferiren. Dieses Pigment ist, nach Ehrmann, für das Zustandekommen der Hauptfarben nicht wichtig und ertheilt nur manchmal der grünen oder grauen Hautfarbe einen perlmutterähnlichen Schimmer. Seine Natur, sowie seine Beziehung zu den Guaninkörperchen, wenn es überhaupt etwas von diesen Verschiedenes ist, bleiben noch festzustellen.

Es ist wohl keine Frage, dass die Massen, die von den Autoren als Inhalt der Interferenzzellen, von Biedermann direct als Interferenzkörnchen bezeichnet werden und die nach Ewald und Krukenberg aus Guanin bestehen, identisch sind mit dem, was Leydig ursprünglich als irisirendes Pigment bezeichnet. Leydig erwähnt es schon 1857; später (1868) nennt er es: „das

metallisch glänzende Pigment von gelbem, weissem, bläulichem oder auch erzfarbenem (Bombinator z. B.) Schimmer" und beschreibt seine Elemente als Körnchen, doch mitunter von krystallinischer Zuschärfung. Weiter weist er darauf hin, dass eine Fortbildung dieser Elemente ins Grosse die bekannten irisirenden Plättchen oder Flitterchen des Metallglanzes bei Fischen darstellen, die nach Barreswil aus Guanin bestehen. In seiner grossen Arbeit über das Amphibien-Integument (1876) erwähnt Leydig dieselben Gebilde als metallisch glänzendes oder irisirendes Pigment und schildert es im Wesentlichen mit denselben Worten. Auch fügt er hinzu, dass die Körnchen hin und wieder von ausgesprochen krystallinischer Form seien, und wiederholt die Anschauung von der Beziehung dieser Körper zu den Guaninplättchen bei den Fischen. Auch nach den Bemerkungen in der Batrachier-Monographie (1877, S. 110, 121) kann kein Zweifel sein, dass Leydig unter dem weissen, leicht bläulich irisirenden Pigment die „Interferenzkörnchen" Biedermann's versteht. Ebenso heisst es 1885 (S. 754), dass für den bläulichen Schimmer der Haut von *Rana fusca* ein erster Grund das Vorhandensein eines weisslichen, leicht bläulich irisirenden Pigmentes sei, welches sich in den obersten Schichten der Lederhaut über den dunklen Chromatophoren ausbreitet und von den Fortsätzen derselben durchsponnen werden kann. Im Laufe der Zeit scheint allerdings Leydig zu der Ansicht gekommen zu sein, dass das „weisse, nicht irisirende" und das „irisirende" Pigment nicht nur unter einander verwandt, sondern geradezu identisch sind. Dies geht aus der Schilderung von 1889 und 1892 hervor. Das irisirende Pigment erscheint danach eigentlich nur durch die Krystallform der Körner ausgezeichnet. — Sollen aber die beiden Stoffe im Sinne der älteren Leydig'schen Vorstellung von einander unterschieden werden, so ist wohl keine Frage, dass es das „irisirende" Pigment ist, dessen Guaninnatur von Ewald und Krukenberg festgestellt wurde. Bemerkungen wie die, dass die Haut von *Rana esculenta* nur 1. das schwarze Pigment; 2. ein gelbes; 3. das irisirende enthält (Leydig, Batrachier, 1877, S. 110), lehren das zur Evidenz. — Der Stoff, den Ehrmann (1892) seinerseits als „irisirendes" Pigment bezeichnet, bleibt daher noch zu untersuchen. Das Wahrscheinlichste ist aber wohl, dass die zwei Stoffe überhaupt identisch sind, und das Irisiren oder Nichtirisiren von Nebenumständen abhängt.

b) Verhalten der Pigmente zu den Zellen.

b) Verhalten der Pigmente zu den Zellen.

Das braune Melanin ist in besondere verästelte Zellen eingeschlossen, die nach der Nomenclatur von R. Keller (1895; eigentlich für die Farbzellen der Reptilien geschaffen) als Melanophoren bezeichnet werden können.

Das gelbe Lipochrom kommt bei *Hyla arborea* an bestimmten gelben Stellen in eigenen Zellen allein vor, die dann nach der Keller'schen Nomenclatur als Xanthophoren zu bezeichnen wären. Betreffs der verschiedenen Ranaarten fehlen diesbezügliche genaue Angaben.

Zellen, die nur Guaninkörnchen (Interferenzkörnchen) enthalten, finden sich stellenweise im Corium (an den weissen oder perl-

mutterglänzenden Hautpartien), vor Allem aber in der *Tela subcutanea*, namentlich der Bauchhaut. Sie werden gewöhnlich auch kurzweg als Interferenzzellen bezeichnet; nach der Nomenclatur von Keller sind alle diese Zellen Leukophoren zu nennen.

Meist findet sich aber das Lipochrom zusammen mit den Guaninkörnchen in denselben Zellen eingeschlossen. Auch diese Elemente führen, seit Brücke (1852), den Namen Interferenzzellen; im Sinne der Keller'schen Nomenclatur muss man sie Xantholeukophoren nennen.

Diese Elemente enthalten, nach Ehrmann, an der Rückenhaut von Hyla auch den Stoff, den der genannte Forscher als irisirendes Pigment bezeichnet; am Uebergang in die weisse Bauchhaut findet Ehrmann auch dieses in besonderen Zellen. Biedermann's Angabe zufolge enthalten bei *Rana fusca* die gleichen Elemente (die Xantholeukophoren) neben dem gelben auch den rothen Farbstoff.

Aus dem Gesagten geht hervor, dafs der Begriff Interferenzzellen, der in der Literatur vielfach gebraucht wird, die Natur der Einschlüsse nicht immer erschöpfend ausdrückt. Es werden darunter sowohl Zellen verstanden, die nur Interferenzkörnchen (Guanin) enthalten, als auch solche, in denen sich neben diesen noch das gelbe Lipochrom (event. zusammen mit dem rothen Farbstoff) findet.

Ueber die Beziehungen des rothen Pigmentes zu den Zellen (bei *Rana fusca*) gehen die Angaben aus einander, und es ist das ein Punkt, der speciell neu zu untersuchen wäre. v. Wittich findet bei den Grasfröschen mit rostbrauner Grundfarbe zwischen den dunkelbraunen Pigmentzellen „ein sehr schön zinnoberrothes Pigment gleichfalls in sogenannten gesternten Zellen". Diese finden sich auch zerstreut in der weissen Bauchhaut und geben ihr, wo sie vorhanden, ein fein rothgesprenkeltes Aussehen. Aehnlich ist die Schilderung von Lister. Dagegen befindet sich nach Biedermann das rothe Pigment in den „Interferenzzellen" (den Xantholeukophoren) neben dem gelben.

c) Die Pigmentzellen des Coriums.

c) Die Pigmentzellen des Coriums. 1. Xantholeukophoren, Xanthophoren und Leukophoren des Coriums.

1. Xantholeukophoren, Xanthophoren und Leukophoren des Coriums.

Die Zellen, die das Lipochrom oder Guanin oder beides enthalten, liegen im *Stratum spongiosum* des Coriums stets nahe unter der Epidermis, von dieser nur durch die Grenzlamelle (siehe S. 488) getrennt.

An den für gewöhnlich grünen Partien der Haut von *Rana esculenta* und *Hyla arborea* breitet sich unter der Grenzlamelle des Coriums eine Lage von rundlichen oder polygonalen Zellen aus, die in ihrer Substanz zweierlei Einschlüsse enthalten: die undeutlich

krystallinischen Guanin- oder Interferenzkörnchen und das gelbe Lipochrom, letzteres in Form von Tröpfchen. Es sind also Xantholeukophoren. Bei *Rana fusca* enthalten sie nach Biedermann auch das rothe Pigment.

Dagegen finden sich an den Uebergangsstellen der Rückenhaut in die Bauchhaut und auf dieser selbst die hellen Stoffe in eigenen mehr verzweigten Zellen, und zwar, wie Ehrmann angiebt, auch der von ihm als irisirendes Pigment bezeichnete Körper.

Speciell berichten schon v. Wittich und Eberth, dass die helle Linie, die bei Hyla die Rückenhaut gegen den Bauch, den Anus und die Unterfläche der Extremitäten begrenzt, ihren metallischen Glanz einem schmalen Streifen silberglänzender, nur mit einzelnen gelben Zellen untermengter eckiger und rundlicher Interferenzzellen verdankt, die von sehr spärlichen schwarzen Pigmentzellen getragen werden. Diese Interferenzzellen erscheinen bei durchfallendem Lichte graubraun; der gelbe Fettfarbstoff fehlt ihnen. Es sind also Leukophoren. Auch in den weissen Hautpartien am Bauche und an der Unterseite der Extremitäten von Hyla und *Rana esculenta*, besonders an den perlmutterglänzenden Stellen, finden sich im Corium, die Drüsen umgebend, sternförmige Interferenzzellen (Leukophoren) ohne Lipochrom (v. Wittich, Hering und Hoyer, Eberth). Bei *Rana esculenta* zeigt sich auf Schnitten durch die Bauchhaut das Corium stellenweise auch ganz frei von Farbzellen; dieselben schliessen also hier nicht so eng an einander wie am Rücken.

Reine Xanthophoren (Zellen, die nur das gelbe Lipochrom enthalten) finden sich nach Eberth an den gelben Partien der Extremitäten von Hyla. Sie sind eckig oder sternförmig und umstricken die Drüsenkörper in Form eines groben Netzes.

Im Bereich der schwarzen Flecken und Binden (Rückenhaut von *Rana esculenta*) fehlen die guanin- und lipochromhaltigen Zellen gänzlich, und die Melanophoren kommen dicht unter die Epidermis zu liegen (v. Wittich).

Das meiste Interesse besitzen von den genannten Formen die Xantholeukophoren im Bereiche der grünen Hautpartien; sie sind auch bei Weitem am besten bekannt.

Diese wichtigen Elemente bilden unter dem Grenzsaum des Coriums eine von den Ausführungsgängen der Hautdrüsen unterbrochene, sonst aber fast zusammenhängende, epithelartige Lage. Die Einzelzelle besitzt eine rundliche oder unregelmässig polygonale Form (Fig. 111); Zellen mit kurzen Fortsätzen kommen hier und da vor (Eberth), niemals aber nimmt die Zelle eigentliche Sternform an.

Die Zellen sind vollgepfropft mit Guaninkörnchen (Interferenzkörnchen), die nach der Darstellung von Biedermann, der sie zuletzt und am genauesten untersuchte, eine länglich ovale Form besitzen und in eigenthümlicher Weise quergestreift erscheinen, als ob sie aus einzelnen über einander gelagerten Theilstücken auf-

gebaut wären. Eine deutlich krystallinische Structur konnte Biedermann an ihnen nicht wahrnehmen, obschon das optische Verhalten darauf hinweist.

Der zweite Inhaltsbestandtheil, das in goldgelben Tröpfchen vorhandene Lipochrom, verleiht den Zellen ihre gelbe Farbe.

Das vorherrschend metallisch glänzende Gelb sowohl inmitten grüner Flächen wie gegen den Rand der grünen Hautpartien hin rührt überwiegend nur von der dichten Lagerung der gelben Zellen und ihrem grösseren Gehalt an gelbem Fettfarbstoff her (Eberth).

Die beiderlei Stoffe sind nicht zu jeder Zeit in dem gleichen Mengenverhältniss in den Zellen enthalten. Das Guanin scheint allerdings constant zu bleiben — wenigstens ist etwas Gegentheiliges bisher nicht bekannt — der Lipochromgehalt ist dagegen entsprechend der Fettnatur des Stoffes von dem Ernährungszustande des Thieres abhängig.

v. Wittich fand den Fettfarbstoff bei Fröschen, die lange Zeit gehungert hatten, geschwunden und sah ihn wieder auftreten bei guter Fütterung. Damit hängt die braune Verfärbung der Haut grüner Frösche bei Nahrungsentziehung (auch im Winterschlaf) zusammen.

Die beiden Substanzen sind ferner nicht gleichmässig in den Xantholeukophoren verbreitet, sondern zeigen eine ganz regelmässige Schichtung, die aber je nach der Färbung des Thieres eine verschiedene ist. Nach Biedermann's Beobachtungen, die im Nachfolgenden wiedergegeben sind, bildet bei vorherrschend grüner oder gelber Farbe die Schicht der Guaninkörner in jeder Zelle so zu sagen eine scheibenförmige Unterlage, über die sich, fast genau ihrer Ausdehnung entsprechend, das gelbe Pigment ausbreitet, so dass es eine Decke über den Guaninkörnern bildet: Zustand der Pigment-Expansion (Fig. 111). Die Guaninkörner besitzen in diesem Zustande eine solche Lagerung, dass sie, unabhängig vom darüber gelagerten gelben Pigment im auffallenden Lichte untersucht, lebhaft blau glitzern.

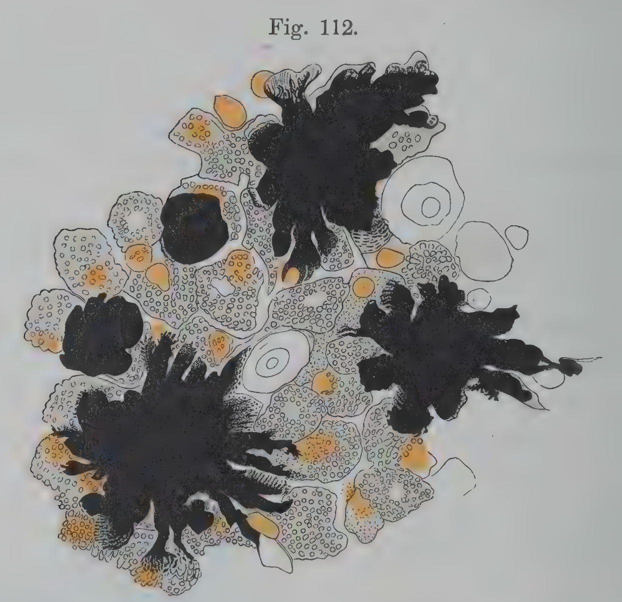
Fig. 111.

Hyla arborea. Haut des Unterschenkels von einem citronengelb gefärbten Exemplar im durchfallenden Lichte gesehen, nach Entfernung der Epidermis. Nach W. Biedermann.

Ob dabei die Gesammtfärbung der Haut gelb oder grün erscheint, hängt von dem Zustande der tiefer gelegenen Melanophoren ab, worauf später einzugehen ist.

Andererseits kann in den Xantholeukophoren eine ganz scharfe räumliche Sonderung der Guaninkörnchen und des gelben Pigmentes stattfinden, in der Art, dass dann letzteres nicht mehr diffus zerstreut über der Guaninschicht liegt, sondern sich an beschränkter Stelle zu einem rundlichen Klumpen zusammenballt: Zustand der Pigment-Ballung (Fig. 112). Dadurch verliert es für die Gesammtfärbung seine

Fig. 112.



Hyla arborea. Unterschenkelhaut von einem hellgrau gefärbten Exemplar. Das gelbe Pigment der Xantholeukophoren erscheint zu grösseren Klumpen geballt. Nach W. Biedermann.

Bedeutung, und diese wird dann wesentlich nur durch die Guaninkörnchen bedingt. Aber auch diese erleiden hierbei gewisse Lageveränderungen: sie erscheinen im auffallenden Lichte matt und sind dichter zusammengedrängt. Damit Hand in Hand geht eine wenn auch nicht sehr auffallende Verkleinerung der Gesammtzelle. Es ist dies der Fall bei grauer Hautfarbe.

Auch bei der ausgesprochen blauen Farbe dürfte eine Ballung des gelben Pigmentes anzunehmen sein, vielleicht verbunden mit einer besonderen Lage der Interferenzkörner. Genaues ist darüber bisher nicht bekannt.

Es finden also innerhalb der Xantholeukophoren Verlagerungen des Inhaltes, hauptsächlich des gelben Pigmentes, statt, ohne dass die Form der Zellen dabei nennenswerth verändert wird (abgesehen

vielleicht von einer geringen Verkleinerung). Diese Verlagerungen, Pigmentballung und Pigmentexpansion, sind als vitale Erscheinungen der Zellen aufzufassen; sie vollziehen sich unter dem Einfluss der mannigfachsten Bedingungen und stehen unter der Herrschaft des Nervensystems. Dies folgt aus verschiedenen physiologischen Experimenten (Biedermann) und ist später noch genauer zu betrachten. Der anatomische Nachweis von Nerven der Xantholeukophoren ist aber bisher nicht erbracht.

Dass die Vertheilung der beiden Stoffe in den Xantholeukophoren je nach der augenblicklichen Färbung des Thieres eine verschiedene ist, hat auch Ehrmann gleichzeitig mit Biedermann beobachtet, doch weicht Ehrmann etwas ab in Bezug auf den Verbleib des gelben Pigmentes bei der Graufärbung. Es soll sich nämlich dabei in die Tiefe zurückziehen und so von den Guaninkörnchen verdeckt werden. Bei Grün- und Gelbfärbung findet auch Ehrmann das gelbe Pigment an der Oberfläche der Zelle, als Decke über den Guaninkörnchen.

2. Die Melanophoren des Coriums.

2. Die Melanophoren des Coriums.

An den gefärbten (grünen, schwarzen, braunen) Partien der Haut aller drei Rana-Species und von Hyla finden sich im Corium Melanophoren, d. h. sternförmig verästelte Zellen, die einen braunen körnigen Farbstoff (Melanin) enthalten. Die Hauptmasse von ihnen liegt unterhalb der Schicht der Xantholeukophoren (Figg. 117 bis 119) und über den Drüsenkörpern und bildet hier ein in horizontaler Flucht hinziehendes Lager in engster Nachbarschaft der Blutcapillaren. Die Fortsätze der einzelnen Zellen dieser Lage können selbst bis in die Epidermis hinein verfolgt werden (Eberth 1869, Ehrmann 1881). Von diesem Hauptlager aus schieben sich Melanophoren aber auch in die Tiefe vor, nicht nur in die Umgebung der Drüsenkörper und in das Gewebe, das zwischen diesen liegt, sondern auch tiefer in die perforirenden Bündel des *Stratum compactum*. Auch hier halten sie sich an die Blutgefässe. Die Melanophoren stehen mit Nerven in Verbindung.

Die Melanophoren finden sich somit nur in den Theilen des Coriums, die Blutgefässe führen, und zugleich in enger Nachbarschaft derselben. Diesen positiven Befund zusammen mit dem negativen, dass zwischen den gefässlosen Horizontalfasermassen des *Stratum compactum* die Melanophoren fehlen, fasst Ehrmann als Hinweis dafür auf, dass das Material für die Bildung des körnigen Pigmentes das Hämoglobin ist. Zugleich aber darf darin ein Hinweis auf die functionelle Abhängigkeit der Melanophoren vom Inhalte der Blutgefässe erblickt werden (Biedermann). Welcher Art dieser ist, wird später erörtert.

Die Menge der Melanophoren ist an den verschiedenen Hautstellen nicht gleich; an der weissen Bauchhaut fehlen sie in ausgedehnten Strecken ganz, während sie in der Haut der Rückseite des Rumpfes und der Extremitäten sehr zahlreich sind und ein zusammenhängendes braunes Lager bilden. Besonders dicht ist dasselbe im Gebiete der schwarzen Flecke und Binden; hier kommt es zudem, da die Xantholeukophorenschicht fehlt, dicht unter die Epidermis zu liegen. Von den breiten und glatten schwarzen Binden und Flecken, die als stabil gelten dürfen, unterscheidet Ehrmann kleinere schwarze Punkte der Haut, die einem Wechsel unterliegen. In ihrem Bereich kann das Melanophorenlager des Coriums von Pigment ganz entblösst sein (die Pigmentirung der Epidermis ist dann besonders stark).

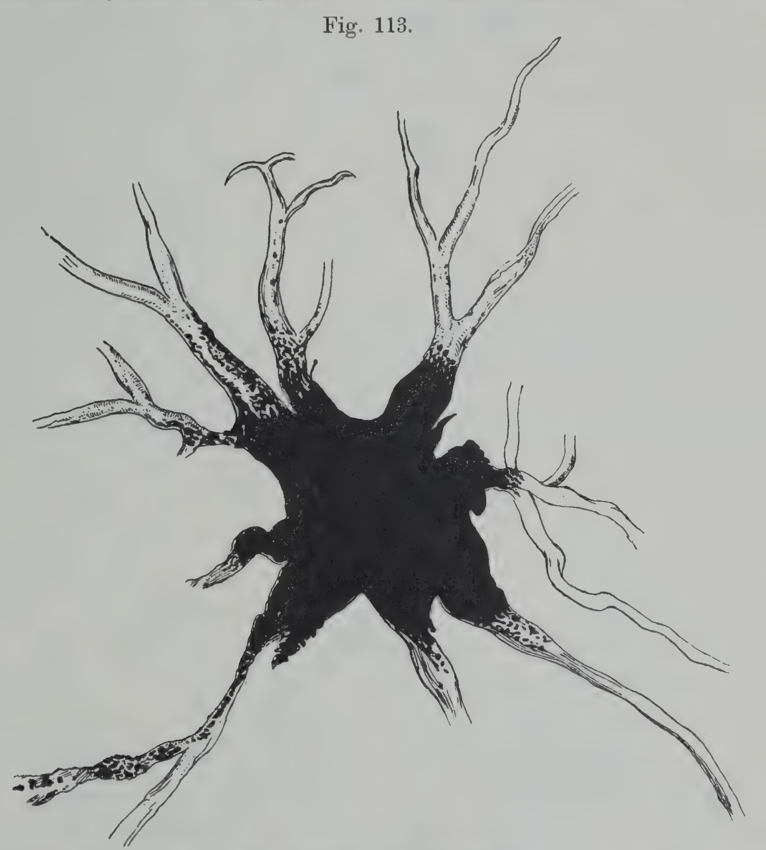
Des Genaueren wurde auf diese Gebilde oben (S. 475 und S. 479, 480) eingegangen, und das dort Gesagte braucht hier nicht mehr wiederholt zu werden. Ebenso sei nur ganz kurz noch einmal erwähnt, dass nach Ehrmann (dem sich Maurer hierin anschliesst) die in das Epithel vordringenden Fortsätze des corialen Melanophorenlagers die Wege darstellen, auf denen Pigment in die Epidermis einströmen kann. Auf diesem Vorgang beruht nach Ehrmann die Veränderlichkeit des Melanophorenlagers im Bereiche der kleinen schwarzen Flecke; im Bereiche der stabilen grösseren Flecke und Binden ist der Pigmentreichthum des Melanophorenlagers nach Ehrmann so gross, dass er niemals erschöpft wird und es niemals zur völligen Pigmententblössung kommt.

Die Melanophoren, deren Zellnatur durch den Nachweis eines Kernes gesichert ist, zeigen je nach dem Zustande, in dem sie sich befinden, ein sehr verschiedenes Aussehen. Das eine Extrem ihres Verhaltens ist charakterisirt dadurch, dass von dem braunen Zellleibe eine grosse Anzahl von Fortsätzen ausgeht, die sich ihrerseits wieder mehrfach verästeln und die ebenfalls mit den braunen Melaninkörnchen erfüllt sind. Diesem Zustande gegenüber steht dann der andere, wo die Zelle als ein rundlicher fortsatzloser braunschwarzer Körper erscheint. Beide Zustände stellen, wie gesagt, Phasen einer und derselben Zelle dar. Nach der schon lange von verschiedenen Seiten ausgesprochenen und neuerdings gut begründeten Anschauung handelt es sich dabei nur um scheinbare Gestaltveränderungen, in Wirklichkeit um eine verschiedene Vertheilung der Pigmentkörnchen innerhalb der Zellen. Die verästelten Fortsätze der Zellen sind bleibende constante Theile derselben, in denen jedoch ein Strömen der Farbstoffkörnchen stattfinden kann. Es kann also einerseits eine Retraction des Pigmentes aus den Fortsätzen und Concentration desselben im Zellkörper, ja sogar nur in einem centralen Gebiete desselben, erfolgen: alsdann sind die Fortsätze pigmentfrei, blass und können bei

der Untersuchung unerkannt bleiben, so dass die Pigmentmasse eine rundliche in sich abgeschlossene Form erhalten muss (Pigmentballung); — andererseits können die Pigmentkörnchen in die feinsten Verzweigungen der Fortsätze ausströmen und dadurch diese deutlich hervortreten lassen: Pigmentexpansion.

Bei *Rana fusca* bildet das Pigment im Zustande grösster Concentration vollkommen runde, glattrandige Ballen ohne eine Andeutung von Fortsätzen, während bei Hyla in der Regel noch kurze stumpfe Ausläufer bestehen bleiben.

Fig. 113.

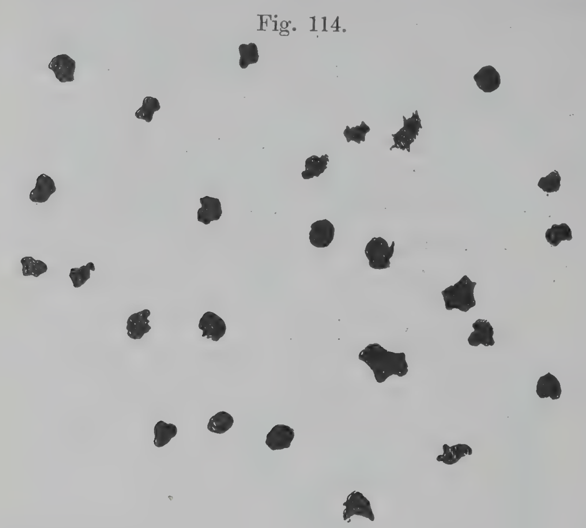


Hyla arborea. Eine Melanophore mit theilweise pigmentfreien Ausläufern. Nach W. Biedermann.

Hier gelingt es nun unter Umständen, besondes an Stellen, wo die Pigmentzellen mehr vereinzelt liegen, die Zellenfortsätze noch eine Strecke weit über die durch das Pigment markirte Grenze hinaus zu verfolgen [s. Fig. 113 (Biedermann)]. In anderen Fällen finden sich in den Ausläufern nur ganz vereinzelte Pigmentkörnchen, die aber doch ausreichen, um die Existenz des Ausläufers selbst erkennen zu lassen. Auch kann das Ende eines Ausläufers ganz besonders angefüllt mit Pigment und dadurch keulenförmig angeschwollen sein, besonders bei Hyla (Fig. 116, S. 510). Schliesslich finden sich manchmal in der Um-

gebung einer Pigmentzelle tropfenförmige Pigmentklumpen, die scheinbar selbständig sind, aber auf Grund verschiedener Momente als mit der Zelle (durch einen nicht sichtbaren Fortsatz) verbunden aufgefasst werden müssen. Alles dies unter normalen Verhältnissen an blutdurchströmten Hautstellen.

Fig. 114.

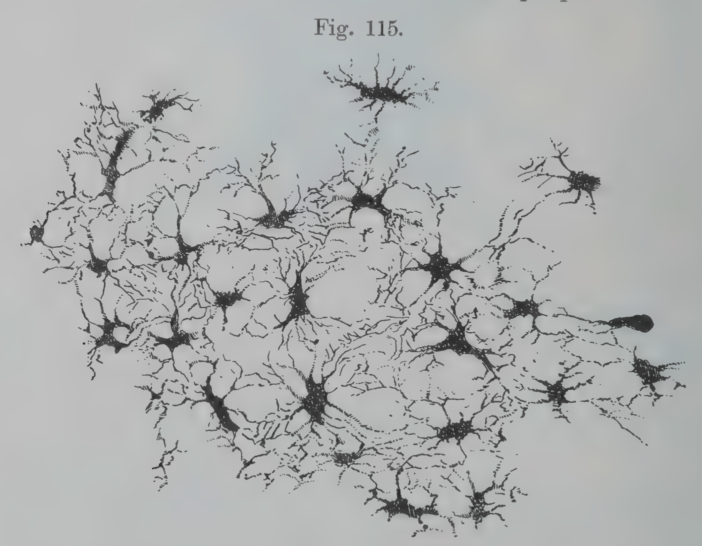


Zustand der Melanophoren bei postmortaler Erblassung. Schwimmhaut von Rana fusca. 150/1. Nach J. Lister. (Siehe die Bemerkungen bei der folgenden Figur.)

Die verschiedenen Formen der Pigmentfiguren, die die Melanophoren je nach diesen verschiedenen Zuständen zeigen, sind für *Rana fusca* von Lister vortrefflich beschrieben und bildlich dargestellt worden; Lister unterscheidet den punktförmigen, eckigen, stern- und netzförmigen Zustand (Figg. 114 und 115).

Lister hat auch gezeigt, dass bei weitestgehender Ballung das Pigment (wenigstens bei *Rana fusca*) nur noch einen centralen Theil des Zellkörpers einnimmt, während der periphere ebenso unsicht-

Fig. 115.



Zustand der Melanophoren bei dunkler Hautfarbe. Schwimmhaut von Rana fusca. 150/1. Nach J. Lister. Figg. 114 und 115 betreffen Schwimmhäute desselben Thieres (R. fusca). Dasselbe war, als es getödtet wurde, dunkel gefärbt. Nach dem Tode erfolgte Erblassen der einen Extremität in Folge postmortaler Pigmentballung in den Melanophoren: diesen Zustand illustrirt Fig. 114. Die gleiche Veränderung wurde am anderen Bein verhindert durch Eintauchen in Chloroform für eine halbe Minute. Diese Extremität blieb somit dunkel: den Zustand der Melanophoren zeigt Fig. 115.

bar wird, wie die Fortsätze. Darauf beruht die Kleinheit der Pigmentballen bei concentrirtem Pigment.

Die Bewegungserscheinungen der Melanophoren sind also Strömungen oder Verschiebungen der Pigmentkörnchen innerhalb des Zellprotoplasmas. Sie erfolgen unter dem Einfluss der verschiedensten Bedingungen, von denen die wichtigsten später noch zur Sprache kommen sollen, und veranlassen in erster Linie die Erscheinungen des Farbenwechsels. Jene Bedingungen wirken zum Theil sicher durch Vermittelung des Nervensystems, sei es vom Centrum aus, sei es durch Beeinflussung der peripheren Nervenenden an den Melanophoren, doch scheint auch eine directe Wirkung auf die Zellen selbst in manchen Fällen vorzuliegen.

Aus Beobachtungen von Lister und Biedermann geht hervor, dass die Melanophoren noch lange nach dem Tode des Thieres die Fähigkeit, das Pigment zu concentriren, behalten (bis 24 Stunden nach dem Tode; siehe den Abschnitt über die Physiologie des Farbenwechsels).

Entsprechend dem verschiedenen Zustande der Einzelzellen wird auch das Verhalten der gesammten Melanophorenlage des Coriums zu verschiedenen Zeiten ein verschiedenes sein. Ist das Pigment aus den Fortsätzen in den Körper retrahirt („Pigmentballung“), so erscheinen die schwarzen Pigmentballen durch grössere Zwischenräume von einander getrennt: die dunkle Unterlage, die die Xantholeukophoren durch die Melanophorenschicht erhalten, ist lückenhaft. Sind dagegen die Pigmentkörnchen ausgesandt, so zeigen sich die Zellen als reichverzweigte Gebilde, deren Fortsätze vielfach unter einander anastomosiren, so dass sie ein zusammenhängendes schwarzes Pigmentlager bilden. Die Fortsätze zeigen sich dabei nicht nur nach den Seiten, sondern besonders auch gegen die Epidermis hin gerichtet, ja sie können selbst bis in die Epidermis hinein verfolgt werden. Ganz besonders wichtig gestaltet sich aber dabei das Verhältnis der Fortsätze zu den Xantholeukophoren. Diese werden von den Melanophorenfortsätzen umsponnen (Fig. 116 a. f. S.), und diese Umhüllung kann so weit gehen, dass ein fast vollkommener Platzwechsel der optisch wirksamen Medien erfolgt, indem das schwarze Pigment in fast ununterbrochener Lage die Interferenzzellen überdeckt (Biedermann). In gleichem Maasse, als dies der Fall ist, wird die Farbe der Haut dunkler.

Eine sehr auffallende Thatsache, auf die Biedermann aufmerksam macht, ist die, dass hinsichtlich der Vertheilung des Pigmentes in den einzelnen Zellen die vollste Uebereinstimmung zwischen den Melanophoren der Haut und denen

der verschiedensten inneren Organe besteht. So findet man beispielsweise bei hellgelb oder hellgrau gefärbten Exemplaren von Hyla nicht nur die dunklen Pigmentzellen der Haut geballt, sondern ebenso, ja in einem oft noch höheren Grade auch jene, welche die grösseren arteriellen und venösen Gefässe allerorts

Fig. 116.



Hyla arborea, Haut des Unterschenkels bei sehr dunkler (fast schwarzer) Färbung. Die Melanophoren umfassen mit ihren pigmentgefüllten Ausläufern die Xantholeukophoren. In diesen ist das gelbe Pigment nicht mit dargestellt. Nach W. Biedermann.

begleiten. Umgekehrt findet man dagegen wieder allenthalben die Zellen auf das Reichste verzweigt, wenn es sich um Individuen von dunkelschwarzer Hautfarbe handelt.

Die an den Melanophoren wahrnehmbaren Bewegungserscheinungen wurden oben als Pigmentverschiebungen innerhalb des Protoplasmas der Zelle und ihrer unverändert bleibenden Ausläufer gedeutet. Dieser jetzt wohl gesicherten Auffassung stand lange eine andere gegenüber, nach der die Melanophoren im Stande wären, ihre Gestalt zu verändern: ihre Fortsätze als solche auszusenden und dann wieder einzuziehen, nach Art amöboid beweglicher Zellen.

Die Anschauung, dass die Gestaltveränderungen der Zelle und ihrer Ausläufer nur scheinbar seien, und dass es sich thatsächlich um ein Strömen des Pigmentes handele, ist wohl zuerst mit Bestimmtheit von E. Brücke (1852) ausgesprochen worden, und zwar nicht nur für die Melanophoren des Chamäleons, sondern auch für die der Frösche. Brücke sah bei jenen Pigmentbewegungen hin und wieder auch einige Körnchen in den Fortsätzen zurückbleiben und die

letzteren noch kenntlich machen. Gegenüber Axmann (1853), der das Verschwinden der Melanophorenfortsätze bei Fröschen nach Durchschneidung der Nerven beobachtete und daraufhin für etwas Pathologisches hielt (die Fortsätze sollen „atrophisch“ werden), hob dann Virchow (1854) wieder hervor, dass in demselben Maasse, als die Fortsätze der Pigmentzellen unsichtbar werden, das Centrum, der eigentliche Körper derselben, an Durchmesser zunimmt, so dass sich also evident das Pigment aus den Fortsätzen in dem Körper sammelt. Doch deutet Virchow auch die Möglichkeit an, dass die Zelle als Ganzes ihre Form ändere: „Der Farbenwechsel beruht auf den Gestaltveränderungen der Pigmentzellen und dem Ortswechsel des Pigmentes selbst, so zwar, dass die Frösche um so dunkler erscheinen, je mehr das Pigment in die Fortsätze ausströmt, und um so heller, je mehr es sich auf einzelne Haufen, in das Innere der Zellkörper sammelt.“

Ganz entschieden leugnet Harless (1854) die Gestaltveränderung der Gesammtzelle und betont dagegen die blosse Bewegung des Pigmentes. Weniger bestimmt ist v. Wittich (1854), der sowohl von der Contractilität der Zellen spricht, als auch von ihrer Fähigkeit, das Pigment auszubreiten, und von der bald centrifugalen, bald centripetalen Bewegung des flüssigen Inhaltes. Ganz unzweideutig schliesst sich dann wieder Lister (1859) an Brücke an und erklärt wie dieser das verschiedene Aussehen der Melanophoren bei *Rana fusca* (punktirt, eckig, sternförmig, netzförmig) für verschiedene Zustände der Vertheilung und Anordnung des Pigmentes innerhalb der Zelle.

Demgegenüber hat Leydig (1857, S. 105) sehr entschieden die Formveränderung der ganzen Pigmentzelle vertreten und diese als „das Resultat einer Contraction des hyalinen Inhaltes“ der Zelle erklärt. „Man kann sich vorstellen, dass er gleich der Substanz, welche am Körper der Amöben und Rhizopoden jenes wunderbare und wechselvolle Spiel von Bewegungserscheinungen bildet, in Fäden ausfliessen und wieder zu einem Klümpchen zusammenfliessen kann. Die Pigmentkörner, in diese contractile Substanz eingebettet, folgen natürlich den Bewegungen, ja machen das ganze Phänomen überhaupt erst sinnenfällig.“ In gleichem Sinne spricht sich Leydig auch später (1868) aus: „Die braunen Chromatophoren sind von Natur beweglich und können sich entweder rundlich zusammenballen oder, wie in Ausläufer zerfliessend, ein dichtes Netz von Pigmentfäden durch die Haut hinspinnen.“ Der gegentheiligen Anschauung Lister's gedenkt Leydig dabei als „unrichtig“. Auch 1876 hält Leydig an seiner Anschauung fest, die im Uebrigen vielfach getheilt worden ist.

Biedermann (1892) hebt dagegen zunächst den gewiss sehr richtigen Gesichtspunkt hervor, dass das körnige Pigment sich jedenfalls auf präformirten Bahnen bewegen muss (da beim Farbenwechsel das Ausströmen immer in der gleichen Richtung erfolgt), sei es, dass die einzelnen Körnchen in der farblosen Grundsubstanz der Zellausläufer Verlagerungen erfahren, sei es, dass die Zellfortsätze präformirte Spalten und Lücken der bindegewebigen Grundsubstanz benutzen. Da sich nun häufig die Enden der Ausläufer ganz besonders vollgepfropft mit Pigment zeigen, während die Theile der Fortsätze, die sie mit dem Zellkörper verbinden, nur ganz vereinzelte Pigmentkörnchen enthalten oder selbst pigmentfrei sein können, und da es Biedermann sogar gelang, auch die ganz pigmentfrei gewordenen Ausläufer eine Strecke weit in die Umgebung des Zellkörpers zu verfolgen, so ist es ihm jedenfalls zweifellos, dass thatsächlich ein Strömen des Pigmentes innerhalb der Ausläufer stattfindet. Unentschieden muss aber, nach Biedermann, bleiben, ob die Zellfortsätze auch im pigmentfreien Zustande in

allen ihren Ramificationen erhalten bleiben, und so wäre es auch denkbar, dass im Zellkörper ein leichter bewegliches flüssigeres Körnerplasma und ein festeres Hyaloplasma bestehen, von denen das erstere rascher strömt als das letztere. Die pigmentfreien Ausläufer würden dann wesentlich aus dem festeren Hyaloplasma bestehen; es wäre aber möglich, dass sie später auch noch eingezogen würden.

Die an den Melanophoren anderer Wirbelthiere gewonnenen Resultate sprechen wohl ganz bestimmt dafür, dass thatsächlich nur ein Ortswechsel des Pigmentes, aber keine Gestaltveränderung der Gesammtzelle anzunehmen ist.

Beziehungen der Nerven zu den Melanophoren.

Beziehungen der Nerven zu den Melanophoren.

Dass die Melanophoren des Coriums unter dem Einflusse des Nervensystems stehen, ist durch vielfache Beobachtungen, auf die später eingegangen werden soll, sichergestellt. Auch der anatomische Nachweis, dass Nervenfasern an den Melanophoren endigen, ist für verschiedene Thierspecies erbracht worden. Eberth (1893) schildert das Verhalten der fraglichen Nervenendigungen bei „Fischen und Amphibien“ auf Grund von Präparaten, an denen das Melanin vorher durch Chlorwasser gebleicht war, und in Folge dessen die letzten Nervenenden leichter und weiter verfolgt werden konnten. Es zeigte sich, dass die Nervenenden sich dem Protoplasma der Melanophoren nur anlegen, aber nicht in dasselbe übergehen. Besonders klar liegen die Verhältnisse an den kleinen Melanophoren. An diese tritt bald in geradem, bald in mehr gewundenem Verlauf eine Nervenfaser, die sich in zwei oder mehrere feine varicöse, mit Knöpfchen endigende Aeste theilt, welche den Chromatophoren unmittelbar aufliegen. Mitunter finden sich zwischen diesen Aestchen eine oder mehrere Verbindungen. In diesem Verhalten ist bereits jenes der grösseren Chromatophoren angedeutet, nämlich die netzförmige Anordnung der Nerven. Aus diesem Netz, welches oft durch mehrere Nervenfasern gebildet wird, zweigen sich längere oder kürzere Fäserchen ab, welche theils zum Körper, theils zu den Ausläufern der Chromatophoren treten. Diese feinen Fäserchen sind die eigentlichen Endigungen der Chromatophorennerven. Sie stellen gewissermaassen die dendritischen Enden der im Nervennetz verlaufenden Fäserchen dar.

Mit Eberth's Befunden stimmt im Wesentlichen das überein, was Ballowitz (1893 a, b, c) an den Melanophoren im Corium mehrerer Teleostier beschrieben hat. Die Versorgung der Melanophoren mit „motorischen“ Nerven ist hier eine ausserordentlich reiche; an jede grössere Zelle treten gewöhnlich mehrere, bisweilen sogar zahlreiche Nervenäste heran, welche sich alsbald in viele, der Zelle dicht angelagerte, meist dichotomische Verweigungen auflösen. Ein Theil der Nervenverästelungen, die sich durch Anastomosen mit einander in Verbindung setzen, durchdringt die Zelle selbst. Die letzten Ausstrahlungen dieser Verzweigungen enden frei als varicöse Fibrillen und versorgen theils den Zellkörper, theils die Fortsätze. An grossen fortsatzreichen Chromatophoren können die „Fortsatzfibrillen“ sehr reichlich sein, sie begleiten eine Strecke weit die Protoplasma-Ausstrahlungen. Retrahirt sich nun das Pigment, so bleiben die Nervenendigungen in dem pigmentfreien Protoplasma liegen und sind hier, gewissermaassen entblösst, auf das Uebersichtlichste zu überblicken. Die Nervenendigungen werden also durch die Pigmentverschiebungen in ihrer Lage nicht beeinflusst. An solchen Chromatophoren mit retrahirtem Pigment sind es demnach nur die Nervenfibrillen, welche die Lage und Richtung der sonst unkenntlich gewordenen Fortsätze einigermaassen angeben. (Auch aus diesem Verhalten der Nerven geht hervor, dass es sich bei den scheinbaren Gestaltveränderungen

der Chromatophoren nicht um amöboide Bewegungserscheinungen der ganzen Zelle, sondern um Pigmentverlagerungen, um ein Ausströmen und Zurückströmen der Pigmentkörnchen in den unverändert liegen bleibenden Ausläufern handelt. Siehe oben.)

Auch Ehrmann hat (1883) Angaben bezüglich des Verhaltens der Nerven zu den Melanophoren beim Frosch gemacht. Danach sollte die Nervenfaser direct in das Protoplasma der Pigmentzelle übergehen. Ballowitz (1893) bezeichnet es jedoch als unzweifelhaft, dass die vermeintlichen auffallend breiten Nervenfasern, die nach Ehrmann ohne Unterbrechung in die Melanophoren übergehen, nichts weiter sind, als pigmentfreie, weniger verzweigte Ausläufer der Melanophoren selbst. Die eigentlichen Melanophorennerven hat Ehrmann danach gar nicht gesehen.

3. Rothe sternförmige Pigmentzellen beschreibt v. Wittich im Corium von rostbraunen Grasfröschen. Sie sollen zwischen den dunkelbraunen verstreut liegen und der Haut (unter Umständen auch der des Bauches) die rothe Färbung verleihen. Je zahlreicher sie sind, desto reiner rothbraun wird die Farbe des Rückens. Auch an ihnen beobachtete v. Wittich Strömen des Pigmentes: Ausbreitung in die Fläche und Zusammenballung im Körper der Zellen. — Genauer untersucht sind sie bisher nicht.

d) Die Farbzellen der Tela subcutanea.

d) Die Farbzellen der Tela subcutanea.

Im Unterhautgewebe von *Rana esculenta* und *Rana fusca* finden sich viele „sternförmige Interferenzzellen“ (Eberth 1869). Bei durchfallendem Lichte erscheinen sie braun, graubraun, blau, violett, purpurfarben. Seltener ist diese Farbe gleichmäſsig durch die Zelle vertheilt, häufiger trifft man die verschiedensten Farben neben einander, wenn auch allmählich in einander übergehend. Bei auffallendem Lichte erscheinen die violetten Zellen schön blaugrau, die blauen gelbroth oder fleischfarben, die grauen silberglänzend. Die interferirende Masse besteht auch hier aus punktförmigen Körnchen. Die Zellen scheinen nicht contractil (Eberth). — Die Vertheilung dieser Zellen ist an den verschiedenen Partien der Haut eine recht ungleiche. Während ich in der Rückenhaut von *Rana esculenta* die *Tela subcutanea* in ausgedehnten Strecken pigmentlos finde, zeigt sich das Unterhautgewebe an der Bauchhaut dick vollgepfropft von grauen Körnchen, so dass auch Zellgrenzen oft nicht zu erkennen sind. Melanophoren habe ich in der *Tela subcutanea* bei *Rana esculenta* nicht gefunden.

Dass auch die Massen in den „Interferenzzellen“ des subcutanen Gewebes Guanin sind, geht wohl hervor aus Krukenberg's Angabe (1886), dass bei Batrachiern vornehmlich die untere Körperfläche guaninhaltig ist. Hier können aber nur die Zellen des subcutanen Gewebes in Frage kommen.

e) Zur Entwickelung der Pigmentzellen.

e) Zur Entwickelung der Pigmentzellen.

Die Entwickelung der Pigmentzellen ausführlich zu behandeln ist hier nicht der Ort, nur die in den letzten Jahren von Ehrmann vertretene Anschauung, auf die schon bei Besprechung des Epidermispigmentes hingewiesen wurde, mag erwähnt sein. Nach Ehrmann's Ansicht, die auf der Untersuchung der Vorgänge bei Salamandra und Triton beruht, lassen sich die Pigmentzellen, schon ehe sie Pigment gebildet haben, von den übrigen Zellen des primitiven Bindegewebes unterscheiden: sie sind etwas Besonderes, ein selbständiges System von zelligen Elementen, die wegen ihrer Function, Pigment zu bilden, von Ehrmann als Melanoblasten bezeichnet werden. Die ersten Melanoblasten treten im Kopftheil des Embryo auf und zwar hauptsächlich dicht unter dem Ectoderm, wo sie sich aus der der Cutisplatte entsprechenden Schicht des Kopfmesoderms differenziren. Vom Kopfe aus schreitet ihre Bildung caudalwärts vor. Auf die primären Melanoblasten sind alle Pigmentzellen des ganzen Körpers zurückzuführen; man findet keine Anzeichen dafür, dass sich nachträglich noch definitive Bindegewebszellen in Pigmentzellen umwandeln. Auch die Chromatophoren der Epidermis stammen von den primären Melanoblasten (S. 479). Die Entwickelung der Melanoblasten steht von vornherein in inniger Beziehung zur Bildung der Blutgefässe. Sobald deutlich grünlich gefärbte Blutkörperchen in den Gefässen nachweisbar sind, nehmen auch die primären Melanoblasten eine grünlichgraue Farbe an. Hierin sieht Ehrmann einen Hinweis darauf, dass das Material, das die Melanoblasten zur Pigmentbildung verwenden, Hämoglobin ist. Dieses wird innerhalb der Gefässe von den Blutkörperchen gebildet (auf Kosten der Dotterplättchen), diffundirt in das umgebende Gewebe, wird von den Melanoblasten aufgenommen und zu melanotischem Pigment verarbeitet. Die Melanoblasten treten unter dem Ectoderm früh zu einem Netzwerke zusammen, von dem auch die Bildung der Xantholeukophoren ausgeht. In der Richtung gegen die Epidermis entstehen lipochrombildende Sprossen des Melanoblastennetzes, und aus diesen entwickelt sich dann, indem sich in ihnen noch das Guanin bildet, die Schicht der polygonalen Xantholeukophoren.

(Nach der Anschauung von Kodis, die aber von keinem anderen Autor getheilt wird, bildet sich das Pigment, und zwar zunächst das braune, im Epithel, und aus dem Epithel kommen dann die Pigmentzellen ins Corium. Da das helle Pigment, d. i. das Lipochrom, später auftritt als das dunkle, so nimmt Kodis an, dass es ein Auflösungsstadium des dunklen ist.)

5. Färbung und Farbenwechsel der Haut.
I. Anatomie der Färbung und des Farbenwechsels.

5. Färbung und Farbenwechsel der Haut.

I. Anatomie der Färbung und des Farbenwechsels.

Auf Grund der im vorhergehenden Capitel besprochenen Thatsachen ist nun das Zustandekommen der verschiedenen Färbungen der Haut zu erörtern.

Die wichtigsten Farbennuancen, die thatsächlich zur Beobachtung kommen, wurden für die verschiedenen Rana-Species bereits auf S. 445 u. ff. geschildert; für *Hyla arborea*, der Form, bei welcher die Bedingungen der Färbung und

des Farbenwechsels am häufigsten und genauesten studirt wurden, und die daher hier mit berücksichtigt werden muss, wäre Folgendes vorauszuschicken.

Hyla arborea ist (ich gebe hier die Darstellung von v. Wittich wieder) auf der Rückenfläche gleichmässig grün, auf der Bauchseite weiss, mit leichtem Perlmutterschiller, und nach den Schenkeln zu bekommt die Bauchseite einen leichten Stich ins Gelbe; desgleichen sind die Beugeseiten der Extremitäten hellgelb. Die grüne Farbe wird an den Seiten durch eine hellgelbe, zuweilen goldglänzende Linie begrenzt, die äusserst fein an den Nasenlöchern beginnt, an den Seiten des Kopfes und Leibes hinläuft und sich auf die Schenkel fortsetzt. Ein gleicher Streifen begrenzt auch die grüne Streckseite der vorderen Extremitäten, sowie die Rückenfläche nach dem After zu. Parallel jenem hellen Streifen verläuft ein meist sehr viel breiterer schwarzbrauner, der am stärksten am Kopf und an dem Winkel oberhalb der Schenkel ist, sich nach der Bauchseite allmählich abschattirt und unmerklich in das Weiss übergeht. Die Haut der Kehle ist beim Weibchen hellgelblich, beim Männchen grünlich, zuweilen mit leichtem Metallglanz. Auf der Rückenfläche ist die Haut glatt, auf der Bauchseite dagegen durch kleine, dicht an einander stehende warzige Erhebungen uneben.

Das Grün der Oberseite kann unter den verschiedensten Einflüssen, manchmal in sehr kurzer Zeit, die mannigfachsten Veränderungen erleiden. Es kann sich einerseits bis zu einem Hellgelb aufhellen, andererseits dunkler werden, wobei der Anfangs noch erkennbare grüne Ton verloren gehen, und die Haut dunkelgrau bis schwarz werden kann. Aber auch hellgraue und blaue Töne kommen zur Beobachtung.

Fr. Werner (1890) unterscheidet bei Hyla zehn verschiedene Färbungen: 1. hellgelb, 2. gras- oder blattgrün, 3. dunkelgrün, 4. blaugrün, 5. himmelblau, 6. silbergrau (mit deutlichem Bronzeschimmer, der auch bei *Rana esculenta* vorkommt), 7. dunkelgrau mit weissen Flecken, 8. dunkel olivengrün mit hellgrünen Flecken, 9. schwarzbraun mit hellgrünen Flecken (letztere goldschimmernd), 10. hellgelb mit braunen Punkten (sommersprossenartig).

Auf grünen Blättern ist der Laubfrosch lebhaft grün gefärbt, auf grauem Gestein nimmt er meist ebenfalls die graue Färbung an. Wärme und Licht vermögen ihn aufzuhellen, Kälte, trübe Witterung und Feuchtigkeit lassen ihn dunkeln.

Antheil der verschiedenen Pigmentzellen an der Erzeugung der Farben.

Wie aus den bisherigen Schilderungen hervorgeht, können alle drei Schichten der Haut, die Epidermis, das Corium, und die *Tela subcutanea*, Pigment oder wenigstens farbenbedingende Stoffe in verschiedener Form und Menge enthalten. Der Gehalt der drei Schichten an solchen Stoffen besitzt aber für die Farbe der Haut nicht den gleichen Werth. Die Epidermis kann in der Hauptsache als durchscheinend gedacht werden, ihr Pigmentgehalt kommt nur bei der Herstellung der dunklen, meist unveränderlichen Flecken und Binden der Haut in Frage. Hiermit stimmt überein, dass bei *Hyla arborea* auf der Oberseite, wo die schwarzen Flecken fehlen, auch die Epidermis überall pigmentlos ist. Wichtiger als die Pigmentirung der

Epidermis ist die des Coriums; durch sie kommt die Grundfarbe des Thieres auf der Rückseite zu Stande. (Ein bemerkenswerther Gegensatz z. B. zu dem Verhalten beim Menschen, wo gerade die Pigmentirung der Epidermis die Färbung der Haut bedingt.) In der *Tela subcutanea* sind (wenigstens bei *Rana esculenta* und Hyla) wirkliche Pigmentzellen bisher nicht gefunden worden; ihr Gehalt an Interferenzzellen kommt für die Entstehung der weissen und perlmutterglänzenden Töne an der Unterseite des Thieres in Frage.

Für den Wechsel der Farbe sind ebenfalls die Farbzellen des Coriums hauptsächlich verantwortlich zu machen; eine Betheiligung der Chromatophoren der Epidermis scheint aber dabei stattzufinden.

Soweit sich die Thatsachen bisher überblicken lassen, kommen folgende Hauptfälle in Betracht:

Schwarze Flecken und Binden.

Die Epidermis enthält reichliches Pigment (sowohl körniges Pigment in den polygonalen Zellen, als auch Chromatophoren); im Corium ist das Melanophorenlager mächtig entwickelt, helle Farbzellen (Leukophoren, Xantholeukophoren) fehlen. Die Flecke verblassen niemals vollständig, werden aber mit der übrigen Haut je nach den Bedingungen dunkler oder heller (Biedermann). (Ueber die kleinen punktförmigen, manchmal verdickten Flecke siehe S. 475 u. 480.)

Weisse Hautpartien.

Die weisse Farbe kommt offenbar durch die dicke Schicht guaninhaltiger Zellen in dem subcutanen Gewebe in erster Linie zu Stande. Die Epidermis ist frei von Pigment; im Corium fehlen Melanophoren oder sind nur vereinzelt vorhanden. An den perlmutterglänzenden Stellen finden sich im Corium Leukophoren (Interferenzzellen). Gelbliche Stellen verdanken der Anwesenheit von lipochromhaltigen Zellen im Corium ihre Entstehung; an bräunlichen Stellen enthält die Epidermis Pigment.

Gelbe, graue und grüne Farbentöne.

Am interessantesten sind die gelben, grauen und besonders die grünen Farbentöne an der Rückseite von Hyla und von *Rana esculenta.* Sie verdanken dem Zusammenwirken der Xantholeukophoren mit ihren beiderlei Substanzen und der verästelten Melanophoren ihre Entstehung. Wie oben (S. 503 u. 506) auseinandergesetzt, können sich an beiden Elementen Veränderungen abspielen: in den Xantho-

leukophoren können die Lipochromtröpfchen entweder scheibenartig über der Guaninschicht ausgebreitet oder aber zu gröfseren Klumpen zusammengeballt sein; die Melanophoren können das Pigment in ihrem Körper concentriren oder aber in die Fortsätze aussenden. Diese beiderlei Veränderungen veranlassen den Wechsel der Farbe, an dem sich die Chromatophoren der Epidermis in der Weise betheiligen, dass sie bei den helleren Farbentönen ihr Pigment concentrirt halten, während sie es bei den dunkleren Tönen in die Fortsätze aussenden.

Nach Biedermann gestalten sich die Dinge bei *Hyla arborea* und *Rana esculenta* folgendermaassen:

Gelb. In den Xantholeukophoren bildet das gelbe Pigment eine gleichmässige Schicht über den Guaninkörnchen, so dass die Zellen, von oben betrachtet, gelb erscheinen. Die Melanophoren (auch die der Epidermis) befinden sich im Zustande der Pigmentconcentration, d. h. in einer jeden Melanophore ist das Pigment zu einer centralen Masse geballt. In Folge dessen bleiben zwischen den einzelnen Pigmentballen weite Zwischenräume, und ausgedehnte Strecken der Xantholeukophorenlage entbehren eines Untergrundes gänzlich. Das hat zur Folge, dass die Guaninkörnchen der Xantholeukophoren nicht weiter besonders zur Geltung kommen, und die darüber lagernden gelben Pigmenttröpfchen allein die Färbung bedingen.

Fig. 117.



Verticalschnitt durch die Haut eines ganz hellen Laubfrosches. Die Melanophoren haben ihre Ausläufer eingezogen, die Xantholeukophoren sind blossgelegt und befinden sich in der „gelben Position“, d. h. das gelbe Pigment befindet sich an der Oberfläche über den Guaninkörnchen. Nach S. Ehrmann.

Grau (wesentlich bei Hyla zu beobachten). Das schwarze Pigment der Melanophoren verhält sich ebenso wie bei der Gelbfärbung, d. h. es ist in jeder Zelle zu einer centralen Masse zusammengezogen, aber in den Xantholeukophoren hat sich der gelbe Farbstoff concentrirt, so dass er nun nicht mehr die Guaninkörnchen als gleichmässige Schicht überdeckt, sondern in jeder Zelle zu einer rundlichen Masse zusammengeballt zwischen den Guaninkörnchen liegt. Diese, die zugleich wohl auch eine etwas veränderte Lage in der Zelle erhalten und im durchfallenden Lichte fast farblos, im auffallenden Lichte mattgrau erscheinen, bedingen nun die graue Farbe der Haut.

Kurz hinzuweisen ist hier noch einmal auf die schon erwähnte Beobachtung, dass bei Fröschen, die in Spiritus aufbewahrt werden, die vorher grüne Haut in Folge Lösung des gelben Pigmentes ein graues oder graublaues Aussehen annimmt.

Grün. Die Entstehung des Grün trotz des Mangels eines grünen oder blauen Pigmentes ist der schwierigste Punkt aus der Lehre von der Färbung der Froschhaut, doch ist auch über ihn jetzt in der Hauptsache Klarheit vorhanden; wenigstens dürfte das thatsächliche Verhalten der Xantholeukophoren und Melanophoren dabei sicher sein, nur bezüglich der physikalischen Erklärung könnten noch Zweifel bestehen. Beobachtet ist Folgendes (Biedermann, Ehrmann):

Die Xantholeukophoren verhalten sich wie bei Gelb, d. h. das gelbe Pigment ist in ihnen zu einer gleichmässigen Schicht über den Interferenzkörnern ausgebreitet. Die Melanophoren verhalten sich aber ganz anders. Ihre Pigmentmassen erfüllen die weitverästelten Fortsätze, die mit einander anastomosirend ein dichtes schwarzes Netzwerk bilden und mit ihren Ausläufern bis an die Xantholeukophoren hinaufreichen, diese schwarz umsäumend. Jede Xantholeukophore erscheint dann, für sich betrachtet, unabhängig vom darüberliegenden Pigment, im auffallenden Lichte lebhaft blau glitzernd, und durch die Combination dieses Blau mit dem Gelb des Lipochroms kommt es auf dem schwarzen Untergrunde zu der normalen grünen Hautfarbe des Frosches, die durch Heraufrücken des schwarzen Pigmentes in den Melanophoren mehr und mehr verdunkelt werden kann. Andererseits verblasst wieder das satte Grün zu einem hellen Citronengelb, wenn die Melanophoren zurücktreten (ihr Pigment einziehen) und die darüber befindlichen, im durchfallenden Lichte gelben Zellgruppen grösstentheils freilegen (Biedermann).

Das Grün entsteht somit als Mischfarbe aus Blau und Gelb. Von diesen beiden Componenten ist aber nur das Gelb wirklich als Pigment vorhanden, während das Blau als sogenannte Structurfarbe gebildet wird. Die weitere Frage, in welcher speciellen Weise dies geschieht, beantwortet Biedermann dahin, dass das Blau als Interferenzfarbe zu Stande kommt. Die Elemente, die die Interferenz bedingen, sind die Guaninkörnchen („Interferenzkörnchen").

Die Vorstellung, dass bei der Entstehung der grünen Farbe der Frösche Interferenz im Spiele sei und dass dabei der feinkörnige Inhalt der Interferenzzellen, d. h. also die Guaninkörnchen, wirksam sind, geht auf Brücke (1852) zurück. Brücke fasst aber das Grün direct als Interferenzfarbe auf und

schreibt dem gelben Pigment (das ihm nichtsdestoweniger bekannt war) keine Bedeutung zu.

Der Anschauung von Brücke kommt die von Harless am nächsten; auf ihre Besonderheiten, die zum Theil auch directe unrichtige Beobachtungen darstellen, braucht nicht weiter eingegangen zu werden.

Die Auffassung, dass das Grün als Mischfarbe aus Blau und Gelb entsteht, ist durch v. Wittich (1854) zum ersten Male ausgesprochen worden. Im Einzelnen dachte sich v. Wittich den physikalischen Vorgang dabei ganz anders, als oben auseinandergesetzt wurde. Nach v. Wittich wirken die gelbe Pigmentschicht und die Epidermis zusammen als „trübe Medien“, die die dunkle Unterlage zunächst blau erscheinen lassen (indem sie die rothen und die gelben Strahlen absorbiren); „dann aber treten die blauen Lichtstrahlen durch eine gelbe Schicht und erscheinen uns grün“. Die Interferenzzellen mit ihrem krystallinischen Inhalt und den durch diesen bedingten Interferenzfarben waren dabei v. Wittich recht wohl bekannt, doch schreibt er ihnen nur die Bedeutung zu, Schillerfarben zu erzeugen, die den auf andere Weise entstandenen Hautfarben einen Metallschimmer (Perlmutterglanz) verleihen. Darin, dass die gewöhnliche grüne Farbe unserer Frösche nicht ein schillerndes, sondern ein mattes Grün ist, liegt nach v. Wittich schon ein Gegengrund gegen die Annahme, dass es durch eine interferirende Schicht erzeugt wird. Einen positiven Beweis für seine Vorstellung von der Bedeutung der gelben Pigmentschicht sah v. Wittich in folgendem Versuche: Bei einem Laubfrosch wurde durch Alkohol der gelbe Farbstoff ausgezogen, die Haut erschien daraufhin graublau. Bedeckte Wittich nun die blaue Haut mit einem Stückchen gelbgefärbten angefeuchteten Seidenpapier, so erschienen die entsprechenden Stellen auch gleich wieder grasgrün.

v. Wittich nimmt also für die Erklärung der grünen Farbe ein Princip zu Hülfe, das bekanntlich durch Goethe eine gewisse Berühmtheit erlangt hat und von Brücke besonders behandelt worden ist: das der trüben Mittel. Das „trübe Mittel“, das sich vor einem dunklen Hintergrund befindet, reflectirt von den auffallenden Lichtstrahlen die kurzwelligen blauen in höherem Maasse als die langwelligen rothen; die letzteren werden absorbirt. Darauf beruht es bekanntlich, dass in der anorganischen wie in der organischen Natur manche an sich nur dunkle (braune oder schwarze) Gegenstände blau erscheinen (Blau der Atmosphäre, der Iris u. s. w.).

Das gleiche Princip nimmt auch Eberth (1869) für das Zustandekommen der grünen Farbe in Anspruch. Diese ist nach Eberth in der Rückenhaut überwiegend bedingt durch die Deckung der schwarzen Pigmentzellen durch die gelben und ist keine Interferenzfarbe. Es ist die gleiche Erscheinung, wie sie eintritt, sobald man eine schwarze Unterlage mit einer gelben durchsichtigen Farbe oder einem gelben durchsichtigen Papier bedeckt. Die Interferenzkörnchen in den gelben Zellen sind auch nach Eberth von untergeordneter Wirkung.

Schliesslich bleibt nur noch als letzte Anschauung die übrig, die Ehrmann 1892 ausgesprochen hat. Sie berührt sich mit der von v. Wittich (und also auch von Biedermann) insofern, als auch sie das Grün als Mischfarbe auffasst, „ähnlich erzeugt wie in der Aquarellmalerei durch innige Vermischung z. B. von Gummigutti- und Ultramarinkörnchen“. Auch darin schliesst sich Ehrmann noch an v. Wittich an, dass er das Blau, das sich mit dem Gelb des Lipochroms mischen soll, durch ein trübes Medium entstehen lässt Dieses trübe Medium, das die langwelligen rothen Strahlen absorbirt, die kurzwelligen blauen reflectirt, ist aber nach Ehrmann die Guaninschicht der Xantho-

leukophoren. Die Epidermis, die v. Wittich auch noch als solches trübes Medium auffasste, besitzt nach Ehrmann diese Bedeutung nicht, sondern ist durchsichtig: nur dort, wo die Xantholeukophoren über dem schwarzen Pigmente lagern, erscheint dieses blau, während dort, wo jene Zellen fehlen, und die Epidermis allein über den Melanophoren liegt, diese schwarz erscheinen. — Damit gelangt Ehrmann bezüglich der Nothwendigkeit der Guaninschicht für die Entstehung des Blau resp. Grün zu der gleichen Auffassung wie Biedermann; nur die physikalische Erklärung ist bei beiden Forschern eine verschiedene.

Die Ausdrucksweise, der sich Ehrmann in seiner 1896 erschienenen grossen Arbeit bedient, lässt es allerdings unklar, ob er noch an der eben auseinandergesetzten Ansicht bezüglich der Entstehung des Blau festhält. Es heisst da, dass die Schicht der guanin- und lipochromhaltigen Zellen über den schwarzen Melanophoren „wie ein trübes Medium“ wirkt, „durch welches das Schwarz des letzteren in Folge der Interferenzerscheinungen als Blau durchscheint, welches wieder mit der gelben Farbe des Lipochroms sich auf der Netzhaut des Beobachters zum Eindruck des Grün zusammensetzt“. Hier liegt der Hauptton auf der „Interferenz“, so dass es den Anschein hat, als ob Ehrmann sich jetzt der Auffassung von Biedermann angeschlossen hat.

Soviel dürfte nach den bisher vorliegenden Erfahrungen und Beobachtungen wohl feststehen: das Grün entsteht als Mischfarbe aus Gelb und Blau; das Gelb darin ist als Pigment vorhanden, das Blau wird als Structurfarbe erzeugt durch die Guaninschicht, die über der Melanophorenschicht liegt. Ob die Guaninschicht dabei als interferirende Schicht wirkt, wie Biedermann annimmt, oder als trübes Medium, das nur oder doch hauptsächlich die blauen Strahlen reflectirt, die rothen aber mehr oder minder vollständig absorbirt, könnte wohl nur durch genaue physikalische Untersuchungen festgestellt werden, wie V. Haecker und G. Meyer (1901) für die blaue Farbe der Vogelfedern, Camichel und Mandoul (1901) für die blaue Haut am Halse des Perlhuhnes gethan haben.

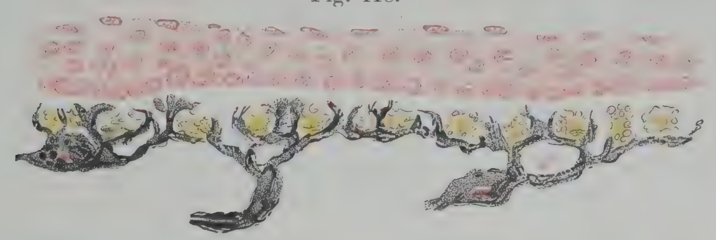
Dass bei den Wirbelthieren überhaupt für die Entstehung des Blau zwei Möglichkeiten vorliegen: entweder es entsteht als Interferenzfarbe oder aber als Farbe „trüber Medien“, ist bekannt, und wurde schon von Brücke, Biedermann u. A. ausgesprochen. Bei den Reptilien scheint der letztere Modus (Entstehung des Blau als Farbe trüber Medien) besonders verbreitet zu sein, wie die Arbeiten von Brücke, Keller, Thilenius zeigen, und auch bei den blauen Vogelfedern und der blauen Halsfärbung des Perlhuhnes handelt es sich um ähnliche Erscheinungen. Wollen doch daraufhin Camichel und Mandoul die Fähigkeit der Haut, die rothen Strahlen zu absorbiren, die blauen und violetten aber zu reflectiren, geradezu als eine Schutzvorrichtung des Organismus auffassen: die rothen warmen Strahlen sind dem Organismus nützlich, die violetten und ultravioletten sind ihm schädlich und werden daher zurückgeworfen.

Dunkelgrün, Schwärzlich, Schwarz.

Das Dunkelwerden der Haut hängt vor Allem von dem Verhalten der Ausläufer der Melanophoren des Coriums und der Epidermis ab. Wenn die Haut dunkelt, so strömt das Pigment in alle Ausläufer der Melanophoren des Coriums aus und erfüllt diese mit allen ihren reichen und vielfach unter einander anastomosirenden Fortsätzen und Seitenästen. Das Pigment gelangt so auch zu den Xantholeukophoren

empor und umfasst und umhüllt diese schliesslich so beträchtlich, dass ein fast vollkommener Platzwechsel der optisch wirksamen Bestandtheile erfolgt; das schwarze Pigment überdeckt und verhüllt zum

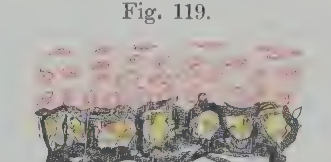
Fig. 118.



Verticalschnitt durch die Haut eines halbdunklen Laubfrosches. Die Melanophoren umgreifen zum Theil die darüberliegenden hellen Pigmentzellen mit ihren Ausläufern; die hellen Zellen (Xantholeukophoren) befinden sich in der „grauen Position". Nach S. Ehrmann.

Schluss die Interferenzzellen in fast ununterbrochener Lage (Biedermann). Diese Zustände sind in Fig. 116 auf S. 510 nach Biedermann, in Figg. 118 und 119 nach Ehrmann dargestellt. So lange in den Xantholeukophoren das Lipochrom noch expandirt ist und die Umhüllung seitens des Melanophorenpigmentes noch nicht zu weit geht, wird die Färbung dabei noch einen grünen Ton behalten; durch Ballung des Lipochroms geht dieser verloren, und die Farbe erscheint grauschwarz oder schliesslich ganz schwarz.

Fig. 119.



Verticalschnitt durch die Haut eines tiefdunklen Laubfrosches. Die Xantholeukophoren sind von den Ausläufern der Melanophoren ganz umhüllt. Nach S. Ehrmann.

An dem Dunkeln der Haut betheiligen sich auch die Chromatophoren der Epidermis in der Weise, dass sie ihre Pigmentmassen in die Fortsätze ausströmen lassen (H. Müller, Hering, Meyerson, siehe S. 474).

Blau.

Wie die blaue Färbung des brünstigen Männchens von *Rana fusca* und *R. arvalis* zu Stande kommt, hat Biedermann nicht direct beobachtet, doch ist es ihm zweifellos, dass es sich auch hier im Wesentlichen um eine Interferenzerscheinung handelt. Auf Grund der bei den anderen Färbungen beobachteten Thatsachen könnte man sich Folgendes construiren: die Melanophoren dürften sich wie bei Grün verhalten, also eine dunkle Unterlage unter den Xantholeukophoren bilden; in den letzteren aber muss das gelbe Pigment zu-

sammengeballt und zugleich die Lagerung der Interferenzkörnchen eine solche sein, dass sie im auffallenden Lichte die blaue Interferenzfarbe geben (also wie bei Grün, nur dass hier das gelbe Pigment anders liegt). Dass dabei, wie Leydig annimmt, auch die Schwellung der Haut mitwirkt, um „das durchscheinende Wesen“ der Färbung hervorzurufen, ist wohl möglich.

Leydig hat wiederholt (zuerst 1877) das Blau durch drei Momente erklärt: 1. das irisirende Pigment (die Guaninkörner), 2. die Melanophoren, 3. die Schwellung der Haut. Die Guaninschicht scheint er als „trübes Medium“ über dem schwarzen Untergrund der Melanophoren aufzufassen.

Besonderheiten der Färbung, die vom Ernährungszustand abhängig sind.

Zu den Besonderheiten der Färbung, die nicht mehr in das Gebiet des „Farbenwechsels“ fallen, sondern für eine Zeit lang constant bleiben, gehören die durch den Ernährungszustand bedingten. Sie werden vermittelt durch tiefer greifende Veränderungen in den Xantholeukophoren. Bei gutem Ernährungszustande sind diese Zellen gross, und in ihnen ist das Lipochrom reichlich vorhanden und bedingt das lebhaft helle „freudige“ Grün bei *Hyla arborea* und *Rana esculenta*. Dahingegen wird bei schlechtem Ernährungszustande des Thieres eine des grünen Tones entbehrende graubraune, trübe, bronzirte Färbung beobachtet, die nach v. Wittich zusammenhängt einerseits mit dem mehr oder minder gänzlichen Fehlen des gelben Fettpigmentes, sowie mit einem Kleinerwerden der nun nur noch das Guanin enthaltenden Xantholeukophoren. In Folge des letzteren Momentes vergrössern sich die Zwischenräume zwischen diesen Zellen und das braune Pigment der Melanophoren kann in grösserem Umfange durchscheinen. Auf diese Veränderungen führt v. Wittich auch die braune bronzirte Farbe bei Fröschen zurück, die sich längere Zeit zum Winterschlaf vergraben hatten. Reizte v. Wittich derartig bronzirte Frösche elektrisch oder mechanisch (durch Kneifen mit der Pincette), so wurden sie ein wenig heller, aber nie grün.

Es ist klar, dass diese Veränderungen nicht plötzlich rückgängig werden können; wohl aber sah v. Wittich die durch Nahrungsentziehung bronzirten Frösche durch Fütterung zunächst heller werden, dann wurde die Farbe ein Blaugrün, dem allmählich immer mehr gelbes Licht beigemischt wurde, bis endlich die normale grasgrüne Farbe erreicht war.

Dass die v. Wittich'sche Auffassung von der Farbe der winterschlafenden Frösche nicht für alle Fälle gilt, geht aus Beobachtungen von Fr. Werner hervor. Setzte dieser einen Laubfrosch im Winter auf grüne Pflanzen, so wurde er grün; sechs Exemplare, die in frischem, nicht sehr feuchtem Moos Winterschlaf hielten, blieben den ganzen Winter über schön grün. Die dunkle Winterfarbe hängt nach Werner von der Dunkelheit und Feuchtigkeit des Aufenthaltsortes ab. Die Farbenveränderlichkeit ist im Winter erheblich herabgesetzt.

II. Physiologisches über den Farbenwechsel.

1. Allgemeine Orientirung.

II. Physiologisches über den Farbenwechsel.
1. Allgemeine Orientirung.

Nachdem auf Seite 446 ff. eine Anzahl von Beobachtungen mitgetheilt wurden, die Farbenveränderungen der Froschhaut, Aufhellung oder Dunkeln, unter sehr verschiedenen zufälligen Bedingungen betrafen, wären nun die einzelnen Factoren, die die Hautfärbung beeinflussen, und die Art ihrer Wirksamkeit genauer zu analysiren.

Der speciellen Erörterung sind einige allgemeine Punkte vorauszuschicken.

a) Wesen der Farbenveränderungen.

Unter den besonderen Färbungen, die die Froschhaut zeigen kann, stehen die durch Besonderheiten des Ernährungszustandes bedingten in der Mitte zwischen den „fixirten“ und denen, die in das Gebiet der eigentlichen durch „Farbenwechsel“ bedingten fallen. Sie wurden schon im vorigen Abschnitt gewürdigt.

Unter Farbenwechsel im eigentlichen Sinne kann wohl nur die Fähigkeit verstanden werden, unter bestimmten Einflüssen in kurzer Zeit die Farbe zu verändern, und diese Aenderung wieder auszugleichen bei Fortfall der sie bewirkenden Ursache. Die Vorgänge, die diese Erscheinungen vermitteln, sind vorübergehende Veränderungen vitaler Natur, die sich an den Xantholeukophoren und den Melanophoren abspielen. In den Xantholeukophoren des Coriums kann das gelbe Pigment expandirt oder geballt sein, wobei gleichzeitig die Guaninkörnchen gewisse Verlagerungen erleiden: im ersteren Falle kommen gelbe und grüne Hauttöne zu Stande, im zweiten Falle die grauen (und blauen?). In den Melanophoren des Coriums und der Epidermis vollziehen sich ähnliche Pigmentverschiebungen: Ballung des Pigmentes auf einen kleinen Bezirk des Zellleibes oder Expansion in den Ausläufern und ihren Verästelungen. Im ersteren Falle hellt sich die Farbe auf, im zweiten dunkelt sie.

Für den unter gewöhnlichen Verhältnissen sich abspielenden

Farbenwechsel sind nun aber die Bewegungserscheinungen in den Melanophoren, Pigmentballung und Pigmentausbreitung, von viel grösserer Wichtigkeit als die an den Xantholeukophoren. Denn die gewöhnliche Farbenscala, die an der Haut der grünen Frösche beobachtet wird, geht vom hellen Gelb durch verschiedene Nuancen von Grün in ein Schwarzgrün über. Alle diese Töne kommen aber nur durch Veränderungen der Melanophoren zu Stande. Geht man bei den beiden genannten Species von einem mittleren Grün als der Norm aus, so erfolgt die Aufhellung zum Hellgrün bis zum Citronengelb, wie sie als Effect aller möglichen Reizwirkungen beobachtet wird, lediglich durch Ballung des Pigmentes in den Melanophoren, während an den Xantholeukophoren sich keine Veränderung wahrnehmen lässt — eine zunächst auffallende Thatsache, die aber schon durch v. Wittich (1850) scharfsinnig erkannt wurde. Auch die leichteren Grade des Dunkelns, bei denen noch der grüne Ton erkennbar ist, kommen nur durch Pigmentexpansion in den Melanophoren zu Stande, und erst wenn das Dunkeln höhere Grade erreicht, ballt sich auch das Lipochrom, und der grüne Ton der Farbe geht in dem gleichen Maasse verloren. Ein Hellgrau kommt als Gelegenheitsfärbung nur für den Laubfrosch in Frage: und nur hier ist in der That die Lipochromballung in den Xantholeukophoren bei gleichzeitig geballtem Zustande der Melanophoren vorhanden.

Gewöhnlich wird die Pigmentconcentration oder Ballung der Melanophoren als der active, die Pigmentexpansion als der passive Zustand aufgefasst. Diese Anschauung stützt sich darauf, dass die Ballung unter dem Einflusse der verschiedensten Reize erfolgt und auch als eine Verstärkung des normaler Weise permanent bestehenden „Tonus" anzusehen ist, während umgekehrt die Pigmentexpansion eintritt, wenn die Melanophoren von jeder nervösen Beeinflussung befreit und sich selbst überlassen sind, oder aber unter dem Einflusse von Factoren, die als lähmende betrachtet werden. Gegen diese Auffassung hat sich schon Lister (1859) ausgesprochen auf Grund von directen Beobachtungen an den Melanophoren (die Pigmentexpansion erfolgt oft ruckartig, als ob die Pigmentkörnchen durch irgend eine Kraft fortgeschleudert würden); auch Erfahrungen von Biedermann sprechen dagegen, da sie zeigen, dass durch gewisse Gifte (Kohlensäure) jede Lebensthätigkeit der Melanophoren, die Ballung wie die Expansion, aufgehoben werden kann.

b) Allgemeines über die Bedingungen für einen Farbenwechsel und die Art ihrer Wirkung.

In physiologischer Hinsicht sind die Erscheinungen des Farbenwechsels recht verwickelt. Einerseits ist die Zahl der Momente, die zu einem Wechsel der Farbe Anlass geben können, sehr gross, andererseits greifen dieselben an verschiedenen Stellen an, theils

peripher, theils central. Die Pigmentzellen stehen unter der Herrschaft des Nervensystems und können durch psychische Erregungen, sowie reflectorisch unter Vermittelung des Centralnervensystems durch alle möglichen Factoren, darunter auch Schmerzempfindungen, beeinflusst werden. Daneben besitzen sie aber doch auch ein hohes Maass von Unabhängigkeit, so dass sie selbst nach Zerstörung des Centralnervensystems, nach Durchschneidung der Nerven, ja sogar in einem ganz ausgeschnittenen Hautstück noch fast die gleiche Empfindlichkeit gegen mechanische, elektrische oder Lichtreize zeigen (v. Wittich). Unter den vielen äusseren Momenten, die nachgewiesener Maassen einen Einfluss auf die Färbung der Froschhaut besitzen, sind die wichtigsten die Temperatur, Feuchtigkeit oder Trockenheit, Helligkeit oder Dunkelheit, Farbe, Glätte oder Rauhigkeit der Umgebung.

Ausser psychischen Erregungen und schmerzhaften Reizungen haben auch helles Licht, hohe Temperatur, Trockenheit und (bei Hyla) Glätte des Bodens ein Hellerwerden der Haut zur Folge. Auch der todte Frosch blasst ab. Dagegen bewirken Kälte und Feuchtigkeit, sowie bestimmte rauhe Hautempfindungen ein Dunkeln der Haut.

Ganz besonderer Werth wird von jeher auf die Fähigkeit der Haut gelegt, ihre Farbe der der Umgebung anzupassen. Am stärksten ist diese Fähigkeit oder die sogenannte chromatische Function bei Hyla. Der Laubfrosch auf dürren Blättern, Baumrinde, trockenem Moos oder Gestein ist graugrün, schwärzlich oder marmorirt gefärbt, nimmt aber rasch eine lebhaft grüne Farbe an, sobald man einen Zweig mit grünen Blättern zu ihm bringt.

Leydig hielt eine Anzahl jüngerer Laubfrösche in einem Gefäss mit etwas abgestorbenem Moos, in dessen Mitte noch ein Glas mit Wasser gestellt war. Die Thiere bewahrten entweder ein dunkelgrünes oder schwärzliches Aussehen, oder zeigten sich graugrün mit einem Gewirr von Flecken, oder endlich, sie erschienen auf grauem, bronzeschillernden Grunde marmorirt; niemals aber hatten sie seit ihrer Gefangenschaft das reine oder „freudig Grün" angezogen. „Da setzte ich im Januar einen im Freien gefundenen, lebhaft grünenden und blühenden Stock von Veronica Buxbaumii in das Glas und siehe da! alle Frösche, indem sie mit sichtbarem Vergnügen sofort auf der Pflanze Platz nahmen, ziehen selber das reinste, schönste grüne Kleid an. Wie wenn die Gegenwart des frischen Pflanzengrünes umstimmend auf ihr Nervensystem und ihre Haut eingewirkt hätte! Und als die Veronica nach und nach abgewelkt war, ging auch das reine Grün in der Haut der Frösche zurück und dunkelte wieder in das Schmutziggrün um."

Der gewöhnlichen, von Lister und Pouchet begründeten Vorstellung entsprechend handelt es sich bei dieser Farbenanpassungs-

fähigkeit oder chromatischen Function um Farben- oder wenigstens Helligkeitswirkungen, die durch die Augen vermittelt werden. Diese Erklärung, die allerdings für die Fische zuzutreffen scheint, wird aber für die Frösche neuerdings durch Beobachtungen von Bimmermann, Steinach und vor Allem von Biedermann stark erschüttert, und nach Biedermann ist es, wenigstens bei Hyla, ein ganz anderer Apparat, nämlich der der Hautempfindungsorgane, der jene Wirkung vermittelt.

Bei *Rana fusca* und *R. esculenta* war ein ähnliches Verhalten der Hautempfindungen wie bei Hyla nicht zu beobachten, und es scheint bei diesen Froschspecies in erster Linie die Temperatur und die Feuchtigkeit des Aufenthaltsortes für die jeweilige Hautfärbung von ausschlaggebender Bedeutung zu sein. (Biedermann.)

Die grosse Complicirtheit der Erscheinungen des Farbenwechsels ist zuerst von Biedermann mit besonderer Schärfe betont worden. Aus der Unkenntniss oder Nichtberücksichtigung dieses Umstandes erklären sich leicht die vielen Widersprüche, zu denen die Autoren bei Durchschneidungs-, Reizungs- und sonstigen Versuchen gelangt sind. Bei der Analyse eines Factors kann leicht ein anderer ungewollt und unerkannt mit hineinspielen und das Versuchsergebniss trüben. Und dies um so mehr, als gerade Momente, wie die Temperatur, Feuchtigkeit, Helle, psychische Erregung als besonders wirksam in Frage kommen. Ganz besonders ist kalte Temperatur als ein Factor erkannt worden, der die Erregbarkeit der Pigmentzellen stark herabsetzt und selbst aufhebt. Aus dieser Complicirtheit des Vorganges erklären sich denn auch Erscheinungen, die schon in der Natur oder bei Fröschen unter im Allgemeinen natürlichen Bedingungen beobachtet werden: dass unter einer grösseren Anzahl von Thieren, von denen die überwiegende Mehrheit unter dem Einflusse der Umgebung (Kälte, Dunkelheit) sehr dunkel ist, doch gelegentlich ganz helle Exemplare vorkommen. Hier darf denn (Biedermann) irgend ein besonderer Erregungszustand des centralen Nervensystems vorausgesetzt werden — dessen Ursache sich freilich in den meisten Fällen der Erkenntniss entziehen wird. Fr. Werner macht darauf aufmerksam, dass möglicher Weise Frösche, die durch Hunger oder durch das Verzehren eines stechenden, beissenden, oder sich im Magen lange und heftig bewegenden Thieres, wie auch durch Krankheiten, z. B. in Folge von Parasiten, geplagt werden, entweder auf äussere Einflüsse gar nicht reagiren oder aber ihre Farbe anscheinend unregelmässig (wahrscheinlich aber im Zusammenhange mit der Zu- oder Abnahme der Schmerzen) verändern werden.

Häufig genug dürften auch Farbenveränderungen unter dem Zusammenwirken mehrerer Factoren entstehen. So ist, wenn Laubfrösche, die dunkelgrün eingefangen und in der Hand lose nach Hause gebracht werden, dann, als sie aus ihrem Verwahrsam entlassen wurden, fast citronengelb waren — (v. Wittich) wohl nicht zu sagen, welches Moment hier mehr wirksam war, die psychische Aufregung des Thieres oder die Wärme der Hand. Denn beide Momente, Aufregung wie Wärme, bedingen ein Hellerwerden der Haut.

Schliesslich sei noch auf Contrasterscheinungen hingewiesen, die sich nach vorhergehenden Reizen beobachten lassen. So berichtet

schon v. Wittich, dass der activen Gelbfärbung (sowohl bei allgemein als bei local wirkenden Reizen) ein passiver Zustand der Melanophoren folgt, der sich durch eine dunklere Färbung der betreffenden Hautpartie kund giebt und um so intensiver ist, je stärker der Reiz und die Gelbfärbung war. Eine sehr interessante Beobachtung dieser Art schildert auch Steinach; sie wird später zur Sprache kommen (siehe Wirkung des Lichtes).

c) Verschiedenheiten in der Fähigkeit des Farbenwechsels nach Arten und Individuen.

Die Fähigkeit, die Farbe zu ändern, variirt bei den Anuren zunächst nach der Gattung und Art. Wenn man, sagt Fr. Werner (1890), die europäischen Batrachier nach dem Grade der Veränderlichkeit in eine Reihe stellen wollte, so kommt Hyla unbedingt an die erste Stelle dieser Reihe, hierauf folgt Rana, Bufo, Alytes, Pelodytes, Pelobates, Discoglossus, Bombinator; letztere Gattung zeigt gar keine Veränderungen.

Innerhalb der einzelnen Gattungen und Arten besteht aber auch eine individuelle Verschiedenheit; es giebt Individuen, die den verschiedenen auf die Färbung wirkenden Reizen gegenüber eine besonders grosse Empfindlichkeit an den Tag legen, während andere wieder auch kräftigen Reizen gegenüber sich andauernd torpide und indifferent verhalten. Fr. Werner theilt auch hierüber eine Anzahl instructiver Beispiele mit. Manchmal scheinen auch gewisse Spielarten von bestimmten Localitäten Besonderheiten bezüglich des Farbenwechsels zu bieten. So berichtet P. Steinach (1891), dass gewissen grünen Abarten von *Rana temporaria* ein lebhafterer Farbenwechsel auf Belichtung, aber auch eine grössere Empfindlichkeit der Haut für Circulationsstörungen und Anämie eigen ist.

2. Abhängigkeit und Selbständigkeit der Chromatophoren.

2 Abhängigkeit und Selbständigkeit der Chromatophoren.

Die physiologischen Erfahrungen drängen zu dem Schlusse, dass Pigmentverlagerungen in den Chromatophoren stattfinden können: a) Durch Vermittelung des Nervensystems; b) durch Vermittelung der Circulation; c) durch directe Beeinflussung der Zellen.

Die Erörterung der genannten drei Momente hat der der verschiedenen Gelegenheitsursachen, die die Färbung beeinflussen können, vorauszugehen.

a) Abhängigkeit der Chromatophoren vom Nervensystem.

a) Abhängigkeit der Chromatophoren vom Nervensystem.

Der Einfluss des Nervensystems auf die Chromatophoren der Haut ist zweifellos und zwar betrifft er, wie aus Biedermann's Beobachtungen hervorgeht, nicht nur die Melanophoren, sondern auch die Xantholeukophoren.

Die Abhängigkeit der Melanophoren vom Nervensystem ist, lange bevor der Nachweis des anatomischen Zusammenhanges erbracht war, aus verschiedenen Beobachtungen erschlossen worden. Biedermann, dem die neuesten und ausführlichsten Untersuchungen darüber zu danken sind, kommt zu dem Resultate, dass das Centralnervensystem die Melanophoren der Haut stetig beeinflusst, so dass man in demselben Sinne wie bei den Gefässmuskeln von einem gewissen Tonus der Pigmentzellen sprechen kann. Dieser Tonus hängt vor allen Dingen von bestimmten Theilen des Gehirnes ab, und zwar bilden zunächst die Thalami des Zwischenhirnes ein tonisch wirkendes Hauptcentrum, neben dem aber, wenigstens bei *Rana fusca*, auch tieferen Abschnitten des Gehirnes, beziehungsweise dem Rückenmarke, eine gewisse Bedeutung als Innervationscentrum der Pigmentzellen zukommt.

Auch die Xantholeukophoren müssen unter der Herrschaft des Thalamus stehen. Hierüber wie über die specielle Art der Wirkung klären Biedermann's Beobachtungen auf. Nach diesen hat Fortfall des Tonus, nach Zerstörung der Thalami, bei Hyla andauernde tiefschwarze Verfärbung der Haut zur Folge. Da dabei das Melanin der Melanophoren maximal expandirt, das Lipochrom der Xantholeukophoren dagegen geballt ist (siehe S. 521), so ergiebt sich als wichtiger Schluss, dass der nervöse Impuls auf beide Kategorien von Zellen, aber in entgegengesetztem Sinne, wirkt. In den Melanophoren muss er einen concentrirenden Einfluss auf das Pigment ausüben, denn Fortfall des Tonus bedingt ja, dass das Pigment gewissermaassen ungezügelt in alle Ausläufer ausströmt. Dagegen muss in den Xantholeukophoren durch den nervösen Einfluss die Lipochromexpansion unterhalten werden, da gänzlicher Fortfall des Tonus die Lipochromballung zur Folge hat.

Danach würde denn auch die normale grüne Sommerfarbe bei Hyla und *Rana esculenta* in ihrer Abhängigkeit vom Nervensystem zu erklären sein: das Lipochrom ist dabei völlig expandirt, das Melanin der Melanophoren in einem mittleren Expansionszustand, genügend, um eine dunkle Unterlage unter den Xantholeukophoren zu schaffen.

Die nervösen Centra, die die Chromatophoren beherrschen, können durch die verschiedensten Einflüsse in grösseren Erregungszustand versetzt oder aber gelähmt werden. Abgesehen von psychischen Erregungen kommen dabei verschiedene Factoren in Betracht, die reflectorisch durch Vermittelung der Centra die Hautfärbung zu beeinflussen vermögen. Erfahrungsgemäss zeigt sich die Wirkung dabei immer zuerst, meist sogar ausschliesslich, an den Melanophoren.

Die directe Abhängigkeit der Melanophoren vom Nervensystem geht aus zahlreichen Beobachtungen hervor.

Psychische Erregungen, wie Angst, das Sich-Sträuben des Thieres bei Fluchtversuchen bewirken ein rasches Hellerwerden der Haut durch Pigmentballung in den Melanophoren (v. Wittich, Lister, Biedermann; Fr. Werner vermochte eine Wirkung der Angst allerdings nicht zu constatiren).

Ebenso bewirken alle möglichen schmerzhaften Eingriffe, mechanische, elektrische oder sonstige Hautreizungen von gewisser Intensität ein Hellerwerden der gesammten Haut (Hering und Hoyer, Biedermann). Bei *Rana fusca* beobachtete Biedermann häufig, dass die anfängliche dunkle Hautfarbe oft schon beim Fixiren des Thieres merklich heller wurde und sehr rasch gänzlich abblasste, wenn man den aufgebundenen Frosch an irgend einer Stelle schmerzhaft reizte. Diese Wirkungen lassen sich nur als reflectorische, durch das Nervensystem vermittelte, erklären. (Siehe Einfluss örtlicher Hautreize auf die Färbung.)

In gleicher Weise fasst Biedermann den auffallenden Einfluss der Trockenheit als wenigstens zum Theil durch das Nervensystem vermittelt auf (siehe später).

Auch dass das Licht, ausser seiner zweifellos vorhandenen directen Wirkung auf die Melanophoren, noch durch Vermittelung des Nervensystems die Hautfärbung zu beeinflussen vermag, wobei das Auge das den Reiz aufnehmende und dem Centralorgan übertragende Organ wäre, ist wiederholt behauptet worden (Lister, Dutartre) und kann vielleicht noch nicht ganz als unrichtig zurückgewiesen werden, wenn auch nach Bimmermann's, Biedermann's und Steinach's Versuchen diese Art der Wirkung keine so grosse Bedeutung besitzt, als angenommen worden ist. (Siehe Einfluss des Lichtes; über die chromatische Function siehe ebenda und bei Hautempfindungen.)

Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Nervensystems auf die Hautfarbe der Frösche sind zuerst von Axmann (1847, 1853) und dann von zahlreichen anderen Forschern angestellt worden, theils in Form von Reizung oder Zerstörung nervöser Centralorgane, theils durch Reizung oder Durchschneidung peripherer Nerven. Die Versuchsergebnisse bieten manche Widersprüche, die sich aus verschiedenen Momenten erklären: zu kurzer Beobachtungsdauer oder Nichtbeachtung irgend eines der vielen Factoren, die bei der Hautfärbung in Betracht kommen.

Ein tonischer Einfluss des Centralnervensystems auf die Melanophoren ist schon von Lister behauptet worden. Nach Lister hat das Pigment die Tendenz zur Expansion, sobald als es von dem gewöhnlichen Nerveneinfluss befreit wird. Biedermann hat das bestätigt und ausführlich bewiesen. Eine in dieser Hinsicht besonders wichtige Beobachtung machte aber schon Steiner. Derselbe stellte (1885) fest, dass nach Durchschneidung des Gehirns auf der Grenze des Zwischen- und Mittelhirnes die Hautfarbe bei *Rana esculenta* und *R. fusca* eine

sehr dunkle wird. Biedermann bestätigt diese Thatsache: durch kein anderes Mittel kann die ursprünglich hellgrüne Farbe des Laubfrosches in ein so tiefes glänzendes Schwarz verwandelt werden, als durch Zerstörung des Thalami. Es hat also dieser Eingriff eine maximale Pigmentexpansion in den Melanophoren zur Folge, zugleich aber eine Ballung des gelben Pigments in den Xantholeukophoren. Wenn nunmehr Biedermann den Ischiadicus reizte, so verwandelte sich die Farbe des betreffenden Hautgebietes in Hellgrün, durch directe Curarewirkung sogar in Gelb. Diese beiden Eingriffe müssen somit nicht nur einen Rückzug (Ischiadicusreizung) und schliesslich Ballung (Curare) des Pigments in den Melanophoren, sondern auch eine Expansion des gelben Pigments in den Xantholeukophoren bewirkt haben; d. h. sie haben auf die beiden Arten von Pigmentzellen in entgegengesetztem Sinne gewirkt. Dagegen hat Erwärmung bei Laubfröschen mit zerstörtem Thalamus nur hellgraue Färbung (also nur Pigmentballung in den Melanophoren bei unverändert bleibender Lipochromballung) zur Folge. Laubfrösche, die in der obigen Weise operirt waren, wurden von Biedermann wochenlang sowohl im Dunkeln wie auch bei diffusem Tageslicht unter Bedingungen, wo sonst ein Ergrünen niemals ausbleibt, gehalten, ohne dass eine Veränderung der gleichmässig schwarzen Farbe eingetreten wäre. Auch das Licht hat in diesem Falle, wenn überhaupt, doch nur einen sehr geringen erregenden Einfluss auf die dunklen Chromatophoren; der Grad der durch dasselbe bedingten Aufhellung war jedenfalls immer nur geringfügig, wenn nicht etwa directes Sonnenlicht einwirkte.

Die Bahnen, auf denen die Erregung vom Centralorgan zu den Melanophoren geleitet wird, sind verschieden und noch nicht für die Haut aller Körpertheile bekannt. Am meisten studirt wurden sie für die hintere Extremität. Hier kommen, nach Biedermann, zweierlei Bahnen in Betracht: der *N. ischiadicus* und ferner Nerven, die mit den Gefässen verlaufen. Für die Haut des Rückens kann als erwiesen gelten, dass sie durch die Rückenhautnerven coloratorische Fasern erhält.

Dass im Ischiadicus bei *Rana fusca, R. esculenta* und *Hyla arborea* Fasern verlaufen, deren Reizung Pigmentballung in den Melanophoren des Beines zur Folge hat, geht aus den Beobachtungen von v. Wittich, Hering und Hoyer, Bimmerman und Biedermann hervor. Wurde der Nerv bei seinem Eintritt in das Bein durchschnitten und sein peripheres Ende gereizt, so erfolgte Aufhellung der vorher dunklen Haut. (Dass L. Meyer die electrische Reizung des Ischiadicus bei *R. fusca* stets unwirksam auf die Hautfärbung fand, erklärt Biedermann durch die zu kurze Zeitdauer der Reizung.) Auch mechanische oder chemische Reizung des Ischiadicus bewirken ein Hellerwerden der Haut (v. Wittich, Bimmermann).

Die Wirkung der „coloratorischen“ Nerven wird durch Vergiftung mit Curare, wenigstens in den Dosen, deren man sich gewöhnlich bei Fröschen zu bedienen pflegt, nicht wesentlich beeinflusst. Wohl aber scheinen grosse Dosen des Giftes den Reizerfolg merklich zu verzögern, und bei stärkerer Curarevergiftung kann ein Dunkeln der Hautfarbe eintreten, als Ausdruck dafür, dass der functionelle Zusammenhang zwischen den Nerven und den Melanophoren theilweise aufgehoben ist. Die Unsicherheit, die bei der Curarewirkung beobachtet wird,

beruht vielleicht auf der später zu erwähnenden localen reizenden Wirkung des Giftes (Biedermann).

Die Resultate, die die verschiedenen Untersucher bei Durchschneidungen des Ischiadicus hatten, lauten nicht ganz übereinstimmend. Zu erwarten wäre, dass Durchschneidung, abgesehen vielleicht von einer kurzen durch den Reiz erklärbaren Aufhellung, ein Dunkeln der Haut zur Folge habe. Das ist auch thatsächlich vielfach beobachtet worden; wo es ausblieb, kann das nach Biedermann zunächst dadurch bedingt sein, dass der augenblickliche Helligkeitszustand der Haut durch periphere Reize unterhalten wird, andererseits aber auch darin seine Erklärung finden, dass ausser dem Ischiadicus auch noch andere Nervenbahnen den centralen Reiz leiten. (Siehe auch die Bemerkungen von Werner auf S. 526.)

Ein Dunkelwerden der Haut nach Ischiadicusdurchschneidung sah Bimmermann bei *Hyla arborea* sowie bei *Rana esculenta* eintreten; bei Hyla erfolgte es beinahe augenblicklich, bei *R. esculenta* erst nach einigen Stunden. Biedermann fand auffallender Weise bei Hyla die einfache Ischiadicusdurchschneidung stets wirkungslos, konnte dagegen bei *Rana fusca* oft ein deutliches und manchmal sogar starkes Dunkeln der Haut nach der Operation beobachten, namentlich bei solchen Exemplaren, die besonders hell waren und bei denen als Grund dieser Hellfärbung ein besonderer Erregungszustand des Centralnervensystems vorausgesetzt werden konnte. Dafür, dass im Ischiadicus „motorische" Fasern für die Melanophoren des Beines verlaufen, spricht auch die Beobachtung (Biedermanns), dass nach vorheriger Durchschneidung des Ischiadicus eine durch lebhafte Erregung des Thieres bewirkte Aufhellung sich auf die gelähmte Extremität nicht oder nicht in so hohem Grade wie an den anderen Körpertheilen fortsetzt.

Die Fähigkeit der Melanophoren, auch auf directe Reize (zu denen z. B. das Licht gehört) zu reagiren, geht natürlich durch die Nervendurchschneidung nicht verloren, und so erklärt sich die schon von v. Wittich gemachte Beobachtung, dass einige Zeit nach der Nervendurchschneidung die Haut des gelähmten Beines in gleicher Weise wie die des anderen auf Licht- und andere periphere Reize reagirt.

Eine weitere Frage wäre die, ob die coloratorischen Fasern, die im Ischiadicus verlaufen, ihren Ursprung in den Ischiadicuskernen des Rückenmarkes haben, oder aber dem Nerven durch *Rami communicantes des Sympathicus* zugeführt werden. Für die letztere Alternative sprachen schon Erfahrungen von Axmann und L. Meyer; neuerdings (1890) tritt Dutartre dafür ein.

Reizung der *Medulla oblongata* bewirkt (bei *R. esculenta*) allgemeinen Tetanus und Aufhellung der Haut. Wird vorher das Rückenmark über dem Ursprung des Lumbalplexus durchschnitten, so unterbleibt der Tetanus der hinteren Körperhälfte, aber an der Aufhellung nimmt dieselbe Theil. Werden auf einer Seite sämmtliche *Rr. communicantes* durchschnitten, so hellt sich diese Seite bei Medullareizung nicht mehr auf; wurde ein *R. communicans* geschont, so zeigt die Haut nur an der entsprechenden Stelle eine Aufhellung (Dutartre).

Die Resultate, die Biedermann bei Durchschneidung der *Rr. communicantes* des Sympathicus erhielt, waren bei *Rana fusca* und bei Hyla nicht übereinstimmend, so dass die Herkunft und der genauere Verlauf der coloratorischen Fasern des Ischiadicus als noch nicht sicher bekannt gelten müssen. (Bei Fischen scheint, nach Pouchet, in der That der Sympathicus den wesentlichsten Einfluss auf die Pigmentzellen der Haut zu besitzen.)

Dieselbe Bedeutung, die der Ischiadicus für die Pigmentzellen des Beines besitzt, kommt den Hautnerven des Rückens für die von ihnen versorgten Hautgebiete zu. Bei Reizung derselben konnte Hellerwerden der betreffenden Hautpartieen beobachtet werden (v. Wittich, Bimmermann); dauernde Farbenveränderung an einzelnen Stellen der Rückenhaut bei subcutaner Durchschneidung einzelner solcher Nerven beobachtete Hering.

Die Haut der hinteren Extremität erhält ihre coloratorischen Fasern aber nicht nur durch den Ischiadicus, sondern auch durch Nerven, die mit den Gefässen (in der Wand derselben) verlaufen. So lange diese erhalten sind, ist daher, auch nach Ischiadicusdurchschneidung, noch eine Aufhellung der Haut unter dem Einflusse centralnervöser Erregungszustände (Angst) möglich. Erst wenn auch die Gefässnerven (z. B. durch Hitze) abgetödtet werden, ist die Haut des Beines (dem vorher der Ischiadicus durchschnitten war) dem Einfluss des centralen Nervensystems vollständig und dauernd entzogen (Biedermann).

Einen in dieser Hinsicht beweisenden Versuch theilt Biedermann mit. Einem Männchen von *Rana fusca* waren sämmtliche Weichtheile des Oberschenkels inclusive des Ischiadicus, aber ausser den beiden grossen Gefässen (Arterie und Vene) durchschnitten worden. Am darauffolgenden Morgen war das gelähmte Bein viel dunkler als die übrige Haut, wurde aber sofort heller, als der sich lebhaft sträubende Frosch mit der Hand gefasst wurde. Die reflectorische Erregung der Melanophoren konnte hier nur durch Nervenfasern, die mit den beiden Gefässen verlaufen, vermittelt worden sein, da an eine wirkliche Störung der Blutcirculation nicht gedacht werden kann. Andererseits sah Biedermann bei hell gefärbten Exemplaren von *Rana fusca* die Haut des Unterschenkels und des Fusses ausnahmslos dunkeln, wenn am Oberschenkel dicht über dem Knie der Ischiadicus und sämmtliche Weichtheile durchtrennt und dann die Wand der Arterie und Vene durch Hitze abgetödtet wurde. Der Umstand, dass die einfache Ischiadicusdurchschneidung nicht nothwendig und nicht immer ein Dunkeln der Haut zur Folge hat, weist zudem darauf hin, dass die Sehhügel ihren tonischen Einfluss auf die Melanophoren auch dann noch geltend zu machen im Stande sind, wenn nur noch die Gefässe (durch die mit ihnen verlaufenden Nerven) denselben vermitteln können.

Ausser den *Thalami optici* müssen auch noch Theile des Rückenmarkes eine Bedeutung als Centrum für die Melanophoren besitzen, da Zerstörung der *Thalami optici* ein stärkeres und rascheres Dunkeln der Haut zur Folge hat, wenn vorher der *N. ischiadicus* zerschnitten war. Bei *Hyla arborea* konnte Biedermann einen tonischen Einfluss des Rückenmarkes nicht nachweisen, wohl aber bei *Rana fusca*.

Elektrische Reizung des Rückenmarkes bewirkt Hellerwerden der Haut (Hering und Hoyer); Strychninvergiftung ebenfalls (Hering und Hoyer, Bimmermann). Bei einfacher querer Durchschneidung des Rückenmarkes

bleibt ein Farbenunterschied zwischen unterer und oberer Körperhälfte aus; nach Bimmermann darum, weil Centren für die Chromatophoren im ganzen Rückenmarke liegen und somit auch der abgetrennte untere Theil noch selbständig in ähnlicher Weise die Pigmentzellen beeinflusst, wie zuvor das unversehrte Rückenmark.

b) Abhängigkeit der Chromatophoren von der Circulation.

b) Abhängigkeit der Chromatophoren von der Circulation.

Neben dem Nervensystem hat das Circulationssystem einen sehr grossen und deutlichen Einfluss auf die Färbung der Haut, so dass sogar die Vermuthung ausgesprochen wurde, das Nervensystem wirke vielleicht hauptsächlich durch Vermittelung der Circulation (Hering und Hoyer). Wo und in welcher Weise immer die Circulation in der Haut eines dunklen Frosches unterbrochen wird, tritt in kürzester Zeit ein Hellerwerden der Haut, bedingt durch Pigmentballung in den Melanophoren, ein, und zwar genau beschränkt auf das Gebiet der Circulationsstörung (Biedermann). Auf die Xantholeukophoren hat die Circulationsstörung keinen Einfluss. Diese Thatsache kann theils am lebenden Thiere durch Unterbindung oder Zerschneidung der Arterien, Abklemmung der Vene, constatirt werden, theils am excidirten Hautstück oder beim Tode des Thieres. Auf dem Aufhören der Circulation beruht das Hellerwerden des Thieres im Tode; auch hierbei concentriren die Melanophoren ihr Pigment in den Zellkörpern: post mortem concentration (Lister), postmortale Pigmentballung (Biedermann).

Der Reiz, der durch die Stockung der Blutcirculation auf die Melanophoren ausgeübt wird, ist so gross, dass das Abblassen der Haut auch durch Lichtabschluss, der sonst ein Dunkeln bedingt, nicht zu verhindern ist (E. Steinach). Wohl aber kann die postmortale Pigmentballung hintangehalten werden durch Asphyxie, also wenn der Tod des Thieres durch Erstickung (z. B. unter Wasser) erfolgt. Alsdann überwiegt die lähmende Wirkung der Kohlensäure, und der Tod erfolgt bei dunkler Haut (Biedermann).

Die Wirkungen der Circulationsstörung sind als locale, periphere aufzufassen; sie werden ermöglicht durch die engen topographischen Beziehungen der Melanophoren zu den Blutgefässen. (Siehe S. 505.)

Bei dem unter natürlichen Verhältnissen während des Lebens stattfindenden Farbenwechsel scheint das Circulationssystem keine besonders grosse Rolle als Vermittler zu spielen; jedenfalls spricht Alles dafür, dass die oben erwähnte Anschauung von Hering und Hoyer zu weit geht.

Der grosse Einfluss der Blutcirculation auf die Haut ist zuerst von Lister erkannt und sehr genau behandelt worden; später entdeckten Hering und Hoyer jenes Abhängigkeitsverhältniss aufs Neue; Biedermann machte es neuerdings zum Gegenstande specieller eingehender Untersuchungen. Aus der grossen Anzahl von Einzelbeobachtungen seien einige erwähnt.

Umschnürung eines Gliedes oder Abklemmung der Arterie (in letzterem Falle am sichersten, wenn gleichzeitig durch Circumcision der Haut die Herstellung eines Collateralkreislaufes in der Haut verhindert wird) hat nach $^1/_4$ bis $^1/_2$ Stunde ein Hellerwerden der Haut zur Folge; die Melanophoren erscheinen stark geballt (Hering und Hoyer, Biedermann).

Werden bei einem möglichst dunklen Frosche (am besten eignet sich *Rana fusca* in der kalten Jahreszeit) sämmtliche Weichtheile des einen Oberschenkels ausser der Hauptarterie und der Hauptvene durchschnitten, so bleiben die Melanophoren in ihrem expandirten Zustande, so lange die Blutcirculation normal im Gange ist, dagegen tritt bei Abklemmung der Arterie Pigmentballung ein. Bei Wiederherstellung der Circulation wird auch Wiederherstellung des ursprünglichen Zustandes der Melanophoren beobachtet (Biedermann). Das Hellerwerden der Haut lässt sich auch erzielen durch Ausschneiden des Herzens (Hering und Hoyer) oder Abklemmung der Bauchaorta (Biedermann).

Blutstauung, die durch Abklemmung der Vene erreicht wird, bewirkt eine sehr viel langsamere Pigmentballung: es spielt somit die Füllung der Gefässe mit Blut dabei eine wichtige Rolle, und es tritt das Hellerwerden bei vollständiger Anämie wesentlich rascher ein als bei blosser Unterbrechung der strömenden Bewegung des Blutes (Biedermann). Das einfach amputirte Bein, aus dem das Blut ausfliessen kann, wird rascher hell, als das vorher unterbundene, in dem das Blut erhalten bleibt (Lister). Wird einem Frosche, dem eine Schenkelarterie vorher unterbunden worden ist, destillirtes Wasser oder dünne Kochsalzlösung injicirt, so wird der ganze Frosch schnell hell, nur an dem Schenkel mit unterbundener Arterie erfolgt die Pigmentballung und Aufhellung sehr viel langsamer (Hering und Hoyer, Biedermann). Ganz deutlich zeigen auch excidirte Hautstücke den Einfluss der Blutleere auf die Färbung. Ein solches, das einem dunklen Exemplar von *Rana fusca* oder *Hyla arborea* entstammt und eine Zeit lang (vor Vertrocknung geschützt) aufbewahrt wird, wird bald heller, und in der Regel dauert es nicht lange, bis das ursprüngliche Schwarz der *Rana fusca* zu einem hellen Ockergelb, die dunkle Farbe der Hyla zu einem gelblichen Grün verblasst ist, welches nun unverändert bis zum völligen Absterben des Hautstückes bestehen bleibt (Biedermann).

Da, wie schon bemerkt, das gelbe Pigment der Xantholeukophoren sich unter den gleichen Verhältnissen niemals ballt, so wird der vorher grüne Frosch bei Anämie, mag sie postmortal oder künstlich herbeigeführt sein, nicht grau, sondern gelbgrün. Beim Laubfrosch geht im Uebrigen die durch Anämie bedingte Pigmentballung niemals so weit, wie bei *Rana fusca*, indem die Melanophoren nur stellenweise kuglige Form annehmen, meist aber noch deutlich sternförmig bleiben (Biedermann).

Die Pigmentballung, die in den Melanophoren bei Unterbrechung der Blutcirculation eintritt, ist nicht auf die Vermehrung der Kohlensäure, sondern auf die Verminderung der Sauerstoffzufuhr zurückzuführen und ist, wenigstens zum Theil, die Folge einer directen, localen Wirkung des Sauerstoffmangels auf die Melanophoren.

Zu diesen Schlüssen wird Biedermann durch zahlreiche Beobachtungen geführt, die auf die Wirkung der Kohlensäure wie auf die des Sauerstoffes Licht werfen.

Die Kohlensäure wirkt auf Melanophoren, die sich im Zustande der Pigmentballung befinden, expandirend, d. h. dahin, dass die Pigmentkörnchen peripheriewärts ausströmen, nach einiger Zeit der Wirkung aber lähmt sie die Bewegungen in den Melanophoren überhaupt und fixirt so den augenblicklich bestehenden Zustand. Letzteres ist auch der Fall, wenn die Kohlensäure auf Melanophoren wirkt, die sich bereits im Zustande der Pigmentexpansion befinden. Die Wirkung der Kohlensäure wird nicht durch das Nervensystem vermittelt, sondern ist eine directe, locale, periphere.

Ein hellgrün gefärbter unversehrter Laubfrosch, in eine mit Kohlensäure gefüllte Flasche gebracht, zeigt schon nach wenigen Minuten ein deutliches Dunkeln der Haut, welches in der Folge rasch zunimmt, ohne dass es jedoch zur Entstehung eines tiefen Schwarz kommt (weil vorher Lähmung der Melanophoren eintritt). Auch ein frisch abgetrenntes hellgrünes Hautstück oder eine ebenso gefärbte ganze Extremität dunkeln in CO_2 noch ganz deutlich. *Rana fusca* verhält sich der Kohlensäure gegenüber ähnlich wie *Hyla arborea*.

Auf der lähmenden Wirkung der CO_2 beruht es, dass ein ganz dunkles Exemplar von *Rana fusca*, das in Olivenöl erstickt wird, nicht heller wird, auch dann nicht, wenn bereits die Circulation stockt. Dagegen nimmt die Haut noch lange nach dem so erfolgten Tode des Thieres die helle Leichenfarbe an, wenn man das Thier aus dem Oel entfernt und nach sorgfältiger Reinigung an der Luft liegen lässt. Ebenso entwickelt sich bei dunklen Exemplaren von *Rana fusca*, die in luftfreiem Wasser oder in reinem Wasserstoff erstickt werden, zwar eine asphyktische Lähmung, aber keine Farbenänderung. Ja, selbst die abgeschnittene Extremität eines dunklen Frosches (*R. fusca*), in kohlensäurehaltiges Wasser gebracht, blieb dunkel und wurde erst hell, als sie (nachdem sie schon 2, in einem Fall sogar 9 Stunden in der CO_2 gewesen war) wieder an die Luft gebracht wurde (Lister). Biedermann sah dunkle Frösche noch hell werden, nachdem sie in einer mit Kohlensäure gefüllten Flasche länger als 24 Stunden gelegen hatten.

Dass in allen diesen Fällen die Wirkung der Kohlensäure auf die Melanophoren wenigstens zum Theil sicherlich eine directe, periphere ist, geht daraus hervor, dass auch vorgängige Nervendurchschneidung auf die Art und den Verlauf der Farbenveränderung unter den angegebenen Umständen Nichts ändert, und dass auch am ganz excidirten Hautstück sich die Kohlensäurewirkung noch zeigt.

Da also, wie aus diesen Versuchen hervorgeht, die Kohlensäure nicht Pigmentballung, sondern im Gegentheil Pigmentexpansion und alsdann Aufhören jeder Bewegung in den Melanophoren zur Folge hat, so kann die postmortale oder jede andere durch Anämie bewirkte Aufhellung der Haut nicht auf der Anhäufung der Kohlensäure beruhen, sondern muss eine Folge des Sauerstoffmangels sein.

Zu Gunsten dieser Annahme spricht zunächst, dass Vergiftung mit Kohlenoxyd eine starke Pigmentballung bedingt (auch bei niederer Temperatur). Dabei kann der Blutkreislauf erhalten sein zu einer Zeit, wo die Haut bereits so hell geworden ist, wie sonst nur nach dem Tode oder bei örtlicher Unterbrechung der Circulation. Da das Kohlenoxyd eine directe reizende Wirkung kaum ausüben dürfte, so ist es das Wahrscheinlichste, dass es durch Verdrängung des Sauerstoffes wirkt. Wie in Kohlenoxyd, so tritt auch im Leuchtgas eine Aufhellung der Haut ein, und zwar auch an den Stellen, die vorher jeder Verbindung mit dem Centralnervensystem beraubt waren. Hier allerdings manchmal langsamer, woraus folgt, dass zwar ein Theil jener Wirkung bedingt ist durch einen Erregungszustand des Centralnervensystems (der sich auch in anderen Symptomen zeigt), dass aber sicherlich der Sauerstoffmangel auch einen localen directen Reiz auf die Melanophoren ausübt (Biedermann).

c) Selbständigkeit und directe Beeinflussung der Pigmentzellen.

c) Selbständigkeit und directe Beeinflussbarkeit der Pigmentzellen.

Die Pigmentzellen der Haut sind nicht nur durch Vermittelung des Nervensystems, sondern auch direct beeinflussbar, und manche Veränderungen der Hautfarbe kommen durch directe örtliche Wirkungen auf die Pigmentzellen zu Stande. Auch die von aller Verbindung mit dem Nervensystem gelöste Haut bewahrt ihre Empfindlichkeit gegen mechanische, elektrische und Lichtreize, ja selbst ein ganz ausgeschnittenes Hautstück behält diese Empfindlichkeit, vorausgesetzt, dass es vor Vertrocknung geschützt wird, noch lange Zeit bei.

Die grundlegenden Versuche, aus denen hervorgeht, dass der Zusammenhang der Haut mit dem Nervensystem nicht nothwendig ist, um die Haut auf alle möglichen Reize mit Färbungsveränderungen reagiren zu lassen, stammen von v. Wittich. Auch nach Zerstörung des Rückenmarkes sowie nach Durchschneidung der Nerven (der Rückenhautnerven oder des Ischiadicus) bewirkte directe elektrische oder mechanische Reizung eine Aufhellung der gereizten Hautstelle, und ebenso wirkte starke Belichtung aufhellend, während Dunkelheit ein Dunkeln der Haut herbeiführte. Dasselbe zeigte sich auch an dem ausgeschnittenen Hautstück. Am lebenden Thiere erwies sich zudem die directe Reizung der Haut stets wirksamer als die Reizung vom Nerven aus. War so die Entbehrlichkeit der centralen Innervation für das Functioniren der Pigmentzellen erwiesen, so vermochte sich v. Wittich doch nicht zu entschliessen, eine directe Beeinflussbarkeit der Pigmentzellen zu folgern, vielmehr nahm er das Vorhandensein peripherer, in der Haut selbst gelagerter sympathischer Ganglien an, die ähnlich wie am Darm noch regulatorisch wirken sollten, auch wenn die Verbindung mit dem Centralnervensystem unterbrochen ist. Auch die Lichtwirkung hielt v. Wittich demnach für eine Reflexwirkung, die durch jene hypothetischen Ganglien vermittelt sein sollte.

Auch Lister wurde, allerdings nicht gerade durch die Lichtwirkung, sondern durch andere Thatsachen, zu der Vorstellung geführt, dass vielleicht in der Haut selbst gewisse (ganglïöse) regulatorische Vorrichtungen für die Pigmentzellen vorhanden seien. Allerdings konnten weder v. Wittich noch Lister die Existenz solcher Apparate anatomisch nachweisen, und thatsächlich sind sie bisher nicht gefunden worden. Dagegen sind noch zahlreiche Thatsachen bekannt

geworden, die beweisen, dass durch periphere Reize die Melanophoren zu einer örtlichen Pigmentballung oder Pigmentexpansion angeregt werden können, so dass an einer directen Beeinflussbarkeit der Pigmentzellen wohl nicht zu zweifeln ist.

So geht aus den Versuchen Biedermann's, die im vorigen Abschnitte besprochen wurden, hervor, dass Kohlensäureanhäufung wie Sauerstoffmangel im Blute einen directen localen Reiz auf die Melanophoren ausüben: jene, indem sie die Expansion des Pigmentes und Lähmung der Zellen bewirkt; dieser, indem er die Melanophoren zur Ballung des Pigmentes anregt.

Zweifellos ist die directe Wirkung des Lichtes, die Steinach sehr überzeugend demonstrirt hat (siehe den späteren Abschnitt über die Lichtwirkung).

Auch die Wirkungen, die Lister durch örtliche Application gewisser reizender Stoffe (Senföl, Crotonöl, Canthariden) erzielte, und die in einer ebenso localen Pigmentexpansion in den Melanophoren bestanden, sind nach Biedermann mit viel grösserer Wahrscheinlichkeit als Folgen einer directen Lähmung der Zellen erklärbar, als durch die Annahme von bisher nicht nachgewiesenen Nervenapparaten.

Schliesslich lässt sich auch eine directe locale Wirkung des Curare nachweisen. Biedermann fand, dass nach Injection einer grösseren Menge einer stärkeren Curarelösung die Haut, soweit sie von dem betreffenden Lymphraume her mit dem Gifte in Berührung gekommen war, bei *R. fusca* hell ockergelb wurde, bei einem vorher dunkelschwarzen Laubfrosch hell graugelb. Es scheint sonach, dass das Curare in grösseren Mengen eine erregende Wirkung auf die Melanophoren ausübt, mit denen es in Berührung kommt. (Darauf sind dann, wie Biedermann meint, wahrscheinlich die unsicheren Wirkungen des Curare zurückzuführen.)

3. Specielles über die Bedingungen, unter denen der Farbenwechsel erfolgt, und die Art ihrer Wirksamkeit.

3. Specielles über die Bedingungen, unter denen der Farbenwechsel erfolgt, und die Art ihrer Wirksamkeit.

Von den Bedingungen, die Farbenveränderungen hervorrufen, wurden das Hellerwerden der Haut bei psychischen Erregungszuständen als Einfluss des Centralnervensystems und das Hellerwerden nach dem Tode (die postmortale Pigmentballung) als Einfluss des Aufhörens der Circulation bereits im vorigen Abschnitte analysirt. Hier sind dann vor allen Dingen noch zu untersuchen: der Einfluss der Temperatur, des Lichtes, der Feuchtigkeit und Trockenheit und der Einfluss tactiler Reize.

a) Einfluss der Temperatur auf die Hautfarbe.

a) Einfluss der Temperatur auf die Hautfarbe.

Der Einfluss der Temperatur auf die Hautfarbe der Frösche, d. h. auf die Pigmentvertheilung in den Melanophoren, ist ein sehr beträchtlicher, und zwar bewirken kalte Temperaturen eine Ausbreitung des Pigmentes, also ein Dunkeln der Hautfarbe, warme dagegen eine Pigmentballung, also ein Erbleichen der Haut (Hering und Hoyer, Biedermann). Es scheint hierbei eine directe Wirkung auf die Zellen vorzuliegen (Biedermann).

Frösche, die in kaltem Wasser unterhalb 10° C. aufbewahrt wurden und meist dunkel waren, zeigten bei niederer Zimmertemperatur kein Erblassen der Haut auf Circulationsstörungen, selbst abgeschnittene Extremitäten blieben dunkel. Als aber die ganzen Frösche oder die amputirten Beine im feuchten Raume auf 15 bis 20° C. erwärmt wurden, zeigte sich die Erregbarkeit der Melanophoren bedeutend erhöht, und die Hautfarbe wurde alsbald hell. Bei Erwärmung auf 21 bis 25° C. wurden sämmtliche dunklen Frösche von selbst hell, und zwar erfolgte diese Veränderung um so schneller und intensiver, je höher die Temperatur war. Die Melanophoren ballten sich bei 25 bis 27° C. völlig zu runden Kugeln zusammen, und die Hautfarbe wurde bei *Rana esculenta* fast gelb. In das kalte Wasser zurückgebracht nahmen die Thiere allmählich wieder die dunkle Färbung an (Hering und Hoyer). Biedermann bestätigte im Wesentlichen diese Beobachtungen, doch kommt nach ihm auch bei niederer Temperatur eine postmortale Pigmentballung, wenn auch sehr langsam, zu Stande. Die in der Regel helle Sommerfarbe, sowie die dunkle Farbe überwinternder Frösche sind zum Theil wenigstens sicher auf Temperatureinflüsse zurückzuführen (Biedermann). Ebenso muss die Erscheinung, dass Frösche, die eine Zeit lang in der Hand gehalten wurden, eine helle Farbe annehmen (v. Wittich, Hering und Hoyer, Biedermann), wenigstens zum Theil wohl auf die Erwärmung zurückgeführt werden (daneben kommt vielleicht auch noch die psychische Erregung in Betracht).

b) Einfluſs des Lichtes.

b) Einfluss des Lichtes.

Es ist eine schon lange und oft gemachte Beobachtung, dass das Licht einen sehr wesentlichen Einfluss auf die Färbung der Frösche besitzt. Thiere, die sich in heller Umgebung befinden, nehmen gewöhnlich auch eine helle Hautfarbe an, während im Dunkeln auch die Haut rasch dunkelt. Das helle Licht muss demnach eine Pigmentconcentration in den Melanophoren anregen, während im Dunkeln eine Pigmentexpansion erfolgt.

Die Wirkung des Lichtes auf die Hautfarbe wurde wohl zuerst von v. Wittich genauer studirt. Bei *Rana esculenta* ist sie nach v. Wittich deutlicher als bei Hyla. Schliesst man *Rana esculenta* längere Zeit gegen alles Licht sorgfältig ab, so dunkelt die Farbe, und nur wenige Zeit hellen Tageslichtes oder Kerzenlichtes genügt, um sie wieder erbleichen zu lassen. Durch intensives Sonnenlicht gelingt es, sowohl *Rana esculenta* als *Hyla arborea* fast citronengelb zu machen, wenn sie vorher dunkel oder intensiv grasgrün waren. Da selbst das Licht des bewölkten Himmels oder Lampenlicht genügt, das Erblassen der Haut zu bewirken, so können die Wärmestrahlen hierbei nicht in Frage kommen, sondern eben nur die Lichtstrahlen.

v. Wittich's Beobachtungen sind von den verschiedensten Seiten bestätigt und fortgesetzt worden, so von L. Meyer, Hering und Hoyer (1869) und vielen Anderen.

So unbestritten aber auch das thatsächliche Vorhandensein der Lichtwirkung ist, so gehen über die Art, wie dieselbe zu Stande kommt, die Ansichten recht aus einander. Während v. Wittich zu dem Resultate gelangte, dass zum Zustandekommen der Licht- oder

Dunkelwirkung die Verbindung der Haut mit dem Centralnervensystem nicht nöthig ist, und dass die Wirkung durch Vermittelung peripherer, in der Haut selbst gelegener Ganglien zu Stande komme, glaubte Lister sich zu dem Schlusse berechtigt, dass jene Erscheinungen auf einer Reflexwirkung beruhen, bei der das Auge eine sehr wichtige Rolle als Vermittler spiele; und diese Ansicht ist seitdem, und noch mehr nach den Untersuchungen von Pouchet über den Farbenwechsel der Fische, vielfach als Thatsache hingenommen worden. Demgegenüber betonen Bimmermann, Biedermann und Steinach die Unwichtigkeit des Auges bei jenen Vorgängen, und Steinach besonders hat die Thatsache, dass es sich dabei um directe Wirkung des Lichtes auf die Melanophoren handelt, ausser allen Zweifel gestellt.

Um die Frage zu entscheiden, ob die Belichtung der Haut noch wirksam ist, wenn die Melanophoren dem Einflusse des Centralnervensystems entzogen sind, durchschnitt v. Wittich einem grossen, sehr schön grünen Exemplar von *Rana esculenta* die zur Rückenhaut gehenden Nerven und liess die Hautwunde zuheilen. Nachdem dies erfolgt war, war die Haut über den ganzen Rücken gleichmässig grün. Durch längeres Verweilen an einem dunklen Ort wurde sie dunkelgrün, im Sonnenlicht gelbgrün. Ganz Entsprechendes zeigte ein Laubfrosch, der in ähnlicher Weise operirt war. Wie die Haut des Rückens verhielt sich auch die des Beines: Durchschneidung des Ischiadicus (und zwar an den verschiedensten Stellen, vor oder nach der Aufnahme der *Rr. communicantes* des Sympathicus), hob die Reactionsfähigkeit der Haut des Beines auf Lichtreize nicht auf. Auch nach Verlauf von mehr als einer Woche war diese Fähigkeit noch unverändert vorhanden. Wie schon aus dem oben (S. 536) Gesagten hervorgeht, hielt v. Wittich die Lichtwirkung aber nicht für eine directe Zellwirkung, sondern für eine Reflexwirkung, vermittelt durch die von ihm angenommenen peripheren sympathischen Ganglien der Haut.

Ganz anders ist das Resultat, zu dem Lister gelangte. Nach ihm ist die Anpassung der Hautfärbung an die helle oder dunkle Umgebung eine vom Centralnervensystem bewirkte Erscheinung, die durch die Augen angeregt wird. Ein geblendeter Frosch (*R. fusca*) wurde dunkel und hellte sich auch im hellsten Lichte nicht auf. Dass dabei aber der nervöse Apparat intact war, ging daraus hervor, dass der Frosch bei psychischer Erregung (so, als er entflohen war und wieder eingefangen wurde) sehr rasch ganz hell wurde. Doch dunkelte er nach einiger Zeit der Beruhigung wieder, auch im hellsten Lichte. Ebenso dunkelten Frösche, denen ein dunkles Tuch um den Kopf gebunden wurde, selbst im hellsten Lichte. (Eine initiale, durch die Erregung bedingte Aufhellung wird beobachtet.)

Bimmermann, Biederman sowie Steinach konnten diese Angaben Lister's nicht bestätigen. Spontan hell gewordene Frösche (*R. fusca* und Hyla) dunkeln nach Exstirpation der Bulbi unter sonst unveränderten Bedingungen niemals in irgend erheblichem Grade, und andererseits hellen sich auch dunkle geblendete Frösche mit unfehlbarer Sicherheit auf, wenn man sie mit grünen Pflanzenblättern in Berührung bringt (Biedermann). Der Grund hierfür ist später zu betrachten.

Ganz besonders eingehende Versuche über die Wirkung des Lichtes auf die Hautfärbung hat E. Steinach angestellt. Steinach findet, dass Enucleation der Bulbi oder Durchschneiden der *Nn. optici* (von der Mundhöhle aus) keinen Verlust der Fähigkeit, die Farbe unter Lichteinfluss zu wechseln, im Gefolge hat (im Gegensatz zu Lister). Dagegen vermochte er die directe Wirkung des Lichtes auf die Melanophoren in einwandfreier Weise zu beweisen. Er durchschnitt bei grossen, für Licht gut erregbaren dunklen Exemplaren von *Rana esculenta* beide Ischiadici und ausserdem sämmtliche Weichtheile ausser den beiden grossen Gefässen (*A.* und *V. ischiadica*). Beide Schenkel reagirten nach wie vor auf Belichtung resp. Beschattung. Um auch etwaige mit den Gefässen verlaufende Nerven unwirksam zu machen, wurden bei anderen Thieren mit allen übrigen Weichtheilen auch noch die (vorher unterbundenen) Gefässe durchtrennt: trotzdem bewahrte die Haut ihre Fähigkeit, auf Licht zu reagiren, wenigstens so lange, bis die durch die Circulationsstörung bedingte Pigmentballung ein erneutes Dunkelwerden unmöglich machte (siehe S. 533).

Ganz besonders drastisch sind aber die folgenden Versuche, durch die Steinach die rein locale Wirkung des Lichtes demonstrirte. Als Versuchsobjecte dienten die schon erwähnten (S. 527) grünen, besonders empfindlichen Formen von *Rana temporaria* sowie Laubfrösche; bei letzteren sind die Erfolge noch auffälliger. Legte Steinach einem aufgebundenen dunkelgrünen Exemplar der erstgenannten Form einen befeuchteten Streifen von leichtem schwarzen Stoff oder schwarzem Seidenpapier quer über den Rücken und setzte dann das Thier dem Lichte aus, so färbte sich die ganze übrige Haut hell und die bedeckt gewesene Stelle blieb dunkel. Das Gleiche zeigte sich auch, besonders schön bei Hyla, wenn die Rückenhaut vorher durch Zerschneiden der Nerven, Decapitation und Zerstörung des Rückenmarkes jedem Nerveneinflusse entzogen war. Ja, bei *Hyla arborea* konnten auf diese Weise ganze Worte vermittelst aufgelegter Schablonen auf die Rückenhaut geschrieben werden. Wurden die Buchstaben selbst (aus schwarzem Seidenpapier) auf die Haut aufgelegt, so erschienen sie nach wenigen Minuten Belichtung dunkel auf hellem Grunde; waren dagegen die Buchstaben aus dem Seidenpapier herausgeschnitten, so erschienen sie nach Belichtung hell, während die verdeckt gewesene übrige Haut dunkel war.

Für die vollständige wechselseitige Unabhängigkeit der Hautstellen gegenüber einer und derselben Lichtquelle sprach folgender Contrastversuch. Schwarzes Seidenpapier mit z. B. viereckigem kleinen Ausschnitt bedeckt den Rücken eines Laubfrosches: unter dem Einflusse des grellen Tageslichtes blasst das Viereck zu einem hellgrünen Farbentone ab und grenzt mit scharfen Linien an die dunkelgrüne Umgebung. Wird nun die Schablone entfernt, und das Thier in die Mitte des Zimmers, wo abgeschwächte Beleuchtung herrscht, gebracht, so dunkelt das Viereck nach, während die Umgebung sich aufhellt, und es erscheint auf lichtem Grunde ein dunkleres Viereck.

Schliesslich konnte Steinach sogar feststellen, dass der Einfluss verschieden farbiger Lichter auf die Laubfroschhaut ein verschiedener ist. Aus alledem zieht Steinach den Schluss, dass das Licht die Melanophoren direct erregt.

Schliesslich sind noch Versuche von Dutartre (1899) zu erwähnen, die an *Rana esculenta* angestellt wurden und wieder einem Einfluss der Augen das Wort reden. Bei der Untersuchung des Einflusses, den die verschiedenen Farben auf die Hautfärbung bei *Rana esculenta* besitzen, zeigte sich, dass weisses und gelbes Licht eine rasche, rothes und grünes Licht eine etwas langsamere Pigment-

ballung bewirken, während blaues und violettes Licht die Pigmentexpansion anregen. Dutartre nimmt dabei sowohl eine durch die Augen vermittelte reflectorische, als auch eine directe Zellwirkung an. Ein geblendeter Frosch zeigte noch die gleichen Reactionen auf die verschiedenen Farben, aber erheblich verlangsamt. Die Anpassung der Hautfarbe an den Boden, auf dem sich das Thier befindet (soweit es sich um Schwankungen zwischen Dunkelbraun und Gelbgrün handelt), erfolgt rasch bei normalen Fröschen, unterbleibt dagegen bei geblendeten.

Nach alledem kann wohl als sicher gelten, einmal, dass eine Beeinflussung der Hautfärbung durch das Licht thatsächlich besteht, und ferner, dass es sich dabei wenigstens zum Theil um eine directe Wirkung des Lichtes auf die Melanophoren handelt. (Auffallend bleiben übrigens dabei die Resultate eines so gewissenhaften und genauen Beobachters wie Lister's immerhin.) Eine andere Frage ist es, inwieweit bei den thatsächlich zu beobachtenden Erscheinungen des Farbenwechsels in der Natur das Licht als ausschlaggebender Factor in Betracht kommt. Diese Frage ist berechtigt Angesichts der ungemein zahlreichen Momente, die theils direct, theils indirect die Hautfärbung beeinflussen können. Biedermann, der den ersten genaueren Einblick in die Complicirtheit der hier in Betracht kommenden Vorgänge eröffnet hat, kommt zu dem Schlusse, dass der Einfluss des Lichtes nicht so hoch zu bewerthen ist, als gewöhnlich angenommen wird, und hat ferner gezeigt, dass die Lichtwirkung durch andere, namentlich durch tactile Hautreize annullirt und überwunden werden kann, sowie dass wenigstens bei Hyla die letzteren die chromatische Function vermitteln. Hierüber siehe den nächsten Abschnitt.

c) Einfluss der Trockenheit und Feuchtigkeit auf die Hautfarbe.

c) Einfluss der Trockenheit und Feuchtigkeit auf die Hautfarbe.

Trockenheit und Feuchtigkeit besitzen auf die Färbung der Froschhaut einen grossen Einfluss, und im Allgemeinen kann man sagen, dass Trockenheit die Farbe aufhellt, Feuchtigkeit sie dunkeln lässt. Ausnahmen von dieser Regel werden aber beobachtet, und zwar scheint hierbei der gewöhnliche Aufenthaltsort der Species eine Rolle zu spielen. So behalten viele Varietäten von *Rana esculenta* im Wasser ihre Farbe unverändert bei (Werner), ohne dunkler zu werden.

Sehr deutlich ist der Einfluss der Trockenheit bei *Rana fusca*, und nach Biedermann kann man auch bei niederer Aussentemperatur jederzeit selbst ganz dunklen Exemplaren der genannten Species die hellste Färbung verleihen,

wenn man sie zunächst sorgfältig trocknet und dann am besten in einem Gefässe hält, dessen Boden und Wände mit trocknem Filtrirpapier bekleidet sind; wobei es vollkommen gleichgültig ist, ob man dem Lichte Zutritt gestattet oder nicht. Darauf beruht es auch, dass Grasfrösche, die zwischen trocknem Moos aufbewahrt werden, auch in der Kälte und im Dunkel hellfarbig bleiben, sowie dass Exemplare, welche im Zimmer entkamen, stets hell gefunden werden. Ein durch Trockenheit aufgehellter Grasfrosch kann durch ausgiebige Benetzung der Haut des ganzen Körpers (bei niederer Temperatur) zum Dunkeln gebracht werden, dagegen hat partielle Befeuchtung, wie etwa Eintauchen einer Extremität, kein Dunkelwerden zur Folge, selbst wenn es dabei zu localem Oedem kommt (Biedermann).

Sehr deutlich gegen Trockenheit und Feuchtigkeit reagirt, nach Fr. Werner, *Rana agilis*: auf ganz trockenem Boden, ihrem gewöhnlichen Standort, hat sie eine sehr lichte Färbung; doch lebt sie auch an Tümpeln und hat dann, wenigstens während ihres Aufenthaltes im Wasser, eine schwarzbraune Färbung. Auch bei *Rana arvalis* sah Werner deutliches Dunkelwerden an feuchtem Orte, ebenso bei Hyla; dagegen sah Biedermann eine besondere über die Norm hinausgehende Aufhellung der Farbe bei Trockenheit nicht, wahrscheinlich weil der Laubfrosch während des grössten Theiles der warmen Jahreszeit im Trocknen lebt und sich der Einfluss der Trockenheit schon in seiner gewöhnlichen grünen Farbe geltend macht, während *Rana fusca* für gewöhnlich an feuchten Orten lebt, unter deren Einfluss seine normale Farbe eine dunkle ist, und wodurch zugleich die Trockenheit für ihn den Charakter eines abnormen Reizes gewinnt.

Was das Zustandekommen der Aufhellung bei *Rana fusca* unter dem Einfluss der Trockenheit anlangt, so ist Biedermann der Ansicht, dass der abnorme Zustand der Trockenheit der Haut einen Reiz setzt, welcher reflectorisch unter Vermittelung des centralen Nervensystems eine dauernde Erregung der Melanophoren bedingt. Die Möglichkeit einer gleichzeitigen peripheren Erregung kann aber dabei nicht in Abrede gestellt werden.

d) Einfluss örtlicher Hautreize auf die Färbung.

d) Einfluss örtlicher Hautreize auf die Färbung.

Der reizende Einfluss, den die Austrocknung der Haut auf die Melanophoren ausübt, und der im vorigen Abschnitt besprochen wurde, zeigte schon, dass der Zustand der Melanophoren durch Hautreize beeinflussbar ist. Die gleiche Thatsache spricht sich in zahlreichen Beobachtungen aus.

Bei localer Reizung der Haut, sei es auf mechanischem Wege, sei es mittelst des Inductionsstromes, wird die gereizte Stelle hell und nimmt nach einiger Zeit wieder eine dunklere Färbung an (Hering und Hoyer). Als Wirkung der Elektricität auf beschränkte Hautstellen (bei Hyla) sah Harless (1854) unter den Spitzen der Zuleitungsdrähte vollständig gelbe Flecke auftreten, „mit denen man willkürlich den ganzen Rücken des Thieres zeichnen kann". Ebenso erhielt v. Wittich durch elektrische Reizung bei vorher grünen Fröschen eine schnelle Gelbfärbung der von den Elektroden berührten Stellen. Bei Operationen ist viel-

fach beobachtet worden, dass jede Hautstelle, die mit der Pincette gefasst wurde, sowie die Haut in der nächsten Umgebung der Schnittränder sich gelb verfärbten, und dass diese Verfärbung bis zur Heilung der Wunde anhielt (v. Wittich, Steinach). Heftige operative Eingriffe bewirken ein Hellerwerden der ganzen Haut (Hering und Hoyer, Biedermann).

Dass es sich in diesem letzten Falle nur um eine reflectorische, durch das Nervensystem vermittelte Erscheinung handeln kann, wurde schon oben (S. 529) betont; bei den ersterwähnten Fällen ist auch eine directe locale Wirkung auf die Melanophoren anzunehmen. Dies ergiebt sich aus den Beobachtungen von v. Wittich, nach denen die Haut selbst nach Zerstörung des Rückenmarkes oder nach Trennung ihres Nervenzusammenhanges noch die Fähigkeit behält, sich auf elektrische und mechanische Reize zu entfärben. Selbst ein ganz ausgeschnittenes Hautstück, das vor dem Verdunsten geschützt wird, behält diese Fähigkeit noch bei.

Das grösste Interesse in dieser Hinsicht bieten die Resultate, zu denen Biedermann bei *Hyla arborea* gekommen ist, und die ein ganz neues Licht auf die chromatische Function (S. 525) werfen. Biedermann gelangt zu dem Schluss, dass rauhe und unebene oder gar unterbrochene Flächen, welche insbesondere den Haftscheiben der Zehen nur in unvollkommener Weise die Befestigung gestatten, das Dunkeln, glatte Flächen dagegen die Grünfärbung der gesammten Haut auf reflectorischem Wege begünstigen. Hierauf führt Biedermann die merkwürdige, schon oben (S. 525) erwähnte Beobachtung zurück, dass Laubfrösche auf grünen Blättern eine schöne grüne Färbung annehmen, selbst in lichtlosem Raum und bei niederer Temperatur. Dass hierbei als auslösender Reiz für die bestimmte Anordnung der Pigmentzellen (Melanophoren mit mässig ausgebreitetem Pigment, Xantholeukophoren mit ausgebreitetem gelben Pigment und bestimmt gelagerten Guaninkörnchen) nur gewisse Berührungsempfindungen in Betracht kommen, folgt daraus, dass der Versuch auch mit künstlichen Blättern gelingt, sowie auch bei geblendeten Fröschen oder bei völligem Ausschluss des Lichtes und innerhalb der normalen Grenzen bei beliebiger Temperatur. Es kann also jederzeit die Farbe dunkler Laubfrösche in ein helles Grün verwandelt werden, indem man zu den Thieren einen beblätterten Zweig bringt, wie andererseits hellgrüne Exemplare von Hyla in einem Glase, dessen Boden und Wände mit Filz oder noch besser mit einem nicht zu feinmaschigen Drahtgitter überzogen sind, sehr rasch dunkeln und schliesslich eine fast schwarze Färbung annehmen, die sich sofort

wieder in Hellgrün verwandeln lässt, wenn man in dasselbe Gefäss einen beblätterten Zweig bringt. Auch hier spielt das Licht keinerlei Rolle, denn helle Laubfrösche dunkeln in einem Drahtkäfig auch bei diffusem Tageslicht.

Es tritt somit bei Hyla die Bedeutung des Auges als eines den Farbenwechsel und speciell die chromatische Function vermittelnden Factors erheblich zurück gegenüber der Bedeutung der Hautempfindungen (siehe auch S. 526).

III. Historisches zur Lehre von der Färbung und dem Farbenwechsel der Frösche.

III. Historisches zur Lehre von der Färbung und dem Farbenwechsel der Frösche.

Schon Rösel von Rosenhof hat 1750, wohl als der Erste, die auffallenden Veränderungen, die die Farbe der Haut bei *Hyla arborea* zeigen kann, beobachtet und bildlich dargestellt. Er bringt sie mit der Häutung des Thieres in Zusammenhang. In den folgenden 100 Jahren ist dann die Thatsache des Farbenwechsels vielfach auch an anderen Amphibien beobachtet, und es sind gewisse Bedingungen festgestellt worden, unter denen derselbe auftritt. Der Einfluss der Häutung musste sich dabei als untergeordnet ergeben, doch scheint auch Newport (1851) noch einen solchen anzunehmen. Erst 1848 versuchte Pouchet die merkwürdigen Erscheinungen, und zwar zunächst auch wieder bei *Hyla arborea*, aus der mikroskopischen Structur der Haut zu erklären. Mehrere cardinale Punkte wurden von Pouchet bereits richtig festgestellt. Zutreffend erkannte derselbe zunächst, dass die Färbung durch zwei Lagen von Farbzellen zu Stande kommt, eine oberflächliche und eine tiefe. Die obere besteht aus kleinen Schüppchen, die im auffallenden Licht lebhaft glänzen, die untere, viel dickere und dunklere wird durch stern- oder pinselförmige Büschel von schwarzem Pigment gebildet. Weiter erkannte Pouchet ganz richtig, dass diese schwarzen Büschel sich ausdehnen und zusammenziehen können, dass bei ihrer Ausdehnung die Farbe der Haut dunkler wird, während ihre Contraction Blasserwerden der Haut zur Folge hat. Dass *Rana esculenta* die Phänomene des Farbenwechsels in sehr viel geringerem Grade zeigt als Hyla, bringt Pouchet mit einer geringeren Entwickelung der tiefen Pigmentlage in Zusammenhang.

In seinem classischen Werk über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamäleon geht Brücke (1852) auch auf den Farbenwechsel bei den Fröschen, besonders Hyla, ein. Brücke schildert die Schicht der „Interferenzzellen“, die über den braunen Pigmentzellen liegt, und „deren feinkörniger und wahrscheinlich krystallinischer Inhalt zu den prachtvollen Interferenzerscheinungen Veranlassung giebt, welchen das Thier die schöne grüne Farbe, in welche es gekleidet ist, sowie den Perlmutterglanz seiner Flanken und Schenkel verdankt“. Auch das gelbe Pigment war Brücke bekannt. Genauer geht Brücke aber auf die Farbe der Frösche nicht ein; für das Chamäleon weist er dagegen nach, dass ausser den Interferenzfarben (die für Hyla die einzig erwähnten sind) auch noch andere Farben vorkommen. Sie entstehen dadurch, dass über der schwarzen Pigmentschicht eine andere Schicht ausgebreitet ist, die nur bestimmte Strahlen, und zwar die von langer Schwingungsdauer, durchlässt, während sie die Strahlen von kurzer Schwingungsdauer reflectirt.

An Brücke's Beobachtungen schliessen sich die Arbeiten von Harless und v. Wittich an. Harless (1854), dessen Beobachtungen an *Hyla arborea* zunächst unabhängig von Brücke's Werk erfolgten, unterscheidet in der Haut der genannten Species drei Arten von Pigmentzellen: schwarze, braune und goldgelbe. Die schwarzen sind verästelt und zeigen Strömungen des Pigmentes, die braunen sind Interferenzzellen, ihr körniger Inhalt zeigt lebhafte Interferenzfarben. Welchem Umstande es zuzuschreiben ist, dass Harless die Vertheilung des gelben Pigmentes und der Interferenzkörnchen auf zwei Kategorieen zelliger Elemente als die Regel auffasst, geht aus der Arbeit nicht hervor. Den Interferenzzellen schreibt Harless eine grosse Bedeutung für die Färbung der Haut zu; im Uebrigen hegt er doch mancherlei Irrthümer bezüglich der Anordnung und Wirksamkeit der von ihm angenommenen dreierlei Elemente. Einige speciellere physiologische Beobachtungen über die Beeinflussung der Färbung durch verschiedene Eingriffe wurden bereits erwähnt.

Sehr viel eingehender als Harless hat sich v. Wittich in zwei Arbeiten mit den Bedingungen der Färbung und des Farbenwechsels bei den Fröschen beschäftigt, zunächst bei *Rana esculenta* und *Hyla arborea*. Bezüglich der Elemente, die bei der Färbung betheiligt sind, ist v. Wittich allerdings auch nicht zur völligen Klarheit gekommen, insofern als er meint, dass das gelbe Pigment und die Interferenzkörnchen gewöhnlich auf zweierlei Arten von Zellen vertheilt seien, indessen erkannte er doch, „dass überall, wo sich derartige gelbe Zellen finden, unter Umständen statt derselben Interferenzzellen zur Beobachtung kommen", und so ergab sich der Schluss, dass beide nur verschiedene Entwickelungsstadien einer und derselben Zellform sind. In der zweiten Arbeit berichtet v. Wittich denn auch, dass sehr häufig auch unter ganz normalen Verhältnissen gelbgefüllte Zellen zur Beobachtung kommen, die noch ausserdem krystallinische Flitterchen enthalten.

Für die Kenntniss der Physiologie des Farbenwechsels bei den Fröschen sind v. Wittich's Versuche geradezu grundlegend. Sie erwiesen die Abhängigkeit des Vorganges vom Nervensystem, zugleich aber auch die weitgehende Selbstständigkeit der Pigmentzellenfunction nach Unterbrechung des Zusammenhanges mit dem Centralnervensystem.

Die auf Veranlassung von Virchow unternommenen Untersuchungen von L. Meyer, über die Virchow und Meyer selbst in je einer kurzen Mittheilung berichtet haben, corrigiren die irrthümliche Anschauung von Axmann, dass das Verschwinden der Melanophorenfortsätze nach Nervendurchschneidung ein Zeichen der Zellatrophie sei, betonen den Charakter dieser Erscheinung als Ausdruck einer Zellfunction (Pigmentbewegung) und weisen auf die Bedeutung des Sympathicus sowie auf den Einfluss des Lichtes auf die Hautfärbung hin.

Waren bis dahin meist *Hyla arborea* und *Rana esculenta* die Untersuchungsobjecte gewesen, so lehrte Lister's vortreffliche Arbeit (1859) die analogen Vorgänge bei *Rana fusca* kennen. Die Lebenserscheinungen der Melanophoren sind hier zum ersten Mal in einer Weise behandelt, die an Genauigkeit der Beobachtung wie an Scharfsinn der theoretischen Betrachtung gleich bewunderungswürdig ist. Auch in der Erkenntniss des physiologischen Zusammenhanges der beim Farbenwechsel mitspielenden Erscheinungen bedeutet Lister's Arbeit einen Fortschritt: sie lehrte die postmortale Pigmentballung der Melanophoren (*post mortem concentration*), sowie ihre Abhängigkeit vom Aufhören der Blutcirculation kennen, und folgerte bereits eine permanente Beeinflussung der Melanophoren durch das Centralnervensystem, eine Tendenz des Pigmentes zur Expansion, sobald

die nervöse Controle fortfällt. Bei den Wirkungen des Lichtes schreibt Lister den Augen eine besonders wichtige Bedeutung zu.

Genaue Darstellungen des anatomischen Verhaltens der Pigmentzellen, besonders der „Interferenzzellen“ (Xantholeukophoren), gaben erst Eberth sowie Hering (mitgetheilt von Hoyer). Hering schildert auch zum ersten Male, dass beim Dunkeln der Hautfarbe die gelben Zellen von den Fortsätzen der braunen becherförmig umfasst werden. Hering's physiologische Experimente und Beobachtungen betreffen den Einfluss des Lichtes, der Temperatur, des elektrischen Stromes und anderer Reize; Vergiftungen, Nervendurchschneidungen. Neben der Bedeutung des Nervensystems heben Hering und Hoyer die Wichtigkeit der Circulation ganz besonders hervor, wie schon oben bei dem betreffenden Capitel genauer besprochen wurde.

Wiederholt ist auch F. Leydig auf den Farbenwechsel der Frösche zu sprechen gekommen, und ihm sind besonders zahlreiche Beobachtungen über die Veränderlichkeit der Färbung unter natürlichen Bedingungen zu danken (1876). Die Bedeutung der Melanophoren bei diesen Vorgängen ist Leydig wohl bekannt gewesen. Eine sehr bedeutende Ergänzung und Vermehrung erfuhren Leydig's Beobachtungen über den unter natürlichen Bedingungen stattfindenden Farbenwechsel der Anuren durch Fr. Werner (1890).

Die Dissertation von Bimmermann (1878) berichtet über eine grosse Anzahl von Versuchen, in denen der Einfluss des Nervensystemes auf die Hautfärbung genauer analysirt wird. Bimmermann gelangt zu einer Bestätigung des Schlusses von v. Wittich, dass es für den Farbenwechsel in der Haut selbst eigene Vorrichtungen giebt, während das centrale Nervensystem nur einen regulirenden Einfluss auf ihn ausübt. Die Augen spielen nach Bimmermann keine Rolle bei dem Zustandekommen der Lichtwirkung auf die Haut. Dieser letzteren Schlussfolgerung widersprechen die Angaben von Dutartre (1890), während Steinach (1891) wieder die Unwichtigkeit der Augen für die Lichtwirkung betont und die directe Beeinflussbarkeit der Pigmentzellen durch das Licht als das wichtigste Moment hervorhebt.

Die Anatomie der Färbung und des Farbenwechsels bei den Fröschen erfuhr besonders durch die Arbeiten von Ehrmann eingehende Förderung, und vor Allem ist das Verhalten der Melanophoren und der Xantholeukophoren bei den verschiedenen Färbungen der Froschhaut durch sie genauer bekannt geworden, als das bisher der Fall war. Zu gleicher Zeit wie die hauptsächlich in dieser Hinsicht in Betracht kommende Arbeit Ehrmann's (1892) erschien auch die grosse Abhandlung von Biedermann, die das ganze Problem der Färbung und des Farbenwechsels bei den Fröschen mit allen seinen (anatomischen und physiologischen) Einzelfragen kritisch behandelt, die bisher vorliegenden Beobachtungen und Anschauungen auf ihre Richtigkeit geprüft und das Thatsachenmaterial in wesentlichen Punkten erweitert und ergänzt hat. Sie muss als die Grundlage aller ferneren Untersuchungen auf diesem Gebiete gelten und bot ja auch in der vorstehenden Darstellung den hauptsächlichsten Anhalt.

B. Die Drüsen der Haut.

B. Die Drüsen der Haut.

1. Allgemeine Uebersicht.

1. Allgemeine Uebersicht.

Die Haut der Frösche ist, wie die der Amphibien überhaupt, durch sehr zahlreiche Drüsen ausgezeichnet. Dieselben zeigen zwar

manche Verschiedenheiten der Form und des Secretes, lassen aber doch alle den gleichen Grundplan des Baues (Zusammensetzung des Drüsenkörpers aus Epithel, Muskelhaut und Faserhaut) erkennen, so dass sie alle als einem und demselben Drüsentypus angehörig bezeichnet werden müssen. Die Abänderungen dieses Typus sind theils rein formaler Natur und dann durch die Localität bedingt, theils beruhen sie auf einer functionellen Differenzirung.

Als Grundform aller Hautdrüsen des Frosches ist die einfach-alveoläre (Flemming) aufzufassen, die auch von den meisten noch beibehalten wird. Ein kurzer, enger Ausführungsgang durchsetzt die Epidermis und geht fast unmittelbar unterhalb derselben in den Drüsenkörper über, der ein kugeliges Säckchen darstellt. In rein formaler Hinsicht sind (natürlich von unbedeutenden Formalterationen und reinen Grössenunterschieden abgesehen) hauptsächlich zwei auffallendere Abänderungen dieser Grundform zu unterscheiden: die eine betrifft den Ausführungsgang, die andere das Endstück. An einigen Stellen (Volarfläche der Finger) gelangen die Drüsen in eine tiefere Lage unter der Oberfläche — wohl des Schutzes wegen. Hier sind dann die Ausführungsgänge sehr stark verlängert: das kleine Endsäckchen hängt an dem langen Ausführungsgang, während sonst (an den meisten übrigen Drüsen) der kurze Gang dem voluminöseren Drüsenkörper aufsitzt. Bei diesen Drüsen wird auch gelegentlich eine Verästelung beobachtet: zwei Ausführungsgänge vereinen sich und münden gemeinsam aus. Die Körper dieser Drüsen nehmen auch manchmal eine mehr längliche Form an. An anderen Stellen sind es in erster Linie die Körper der Drüsen, die eine beträchtliche Vergrösserung erfahren. Dabei ändert sich auch etwas ihre Form, die aus der kugeligen in eine mehr langgestreckte übergeht. Schon an den Seitenwülsten des Rückens ist das angedeutet; am stärksten ausgebildet findet es sich an den Drüsen der männlichen Daumenschwiele. Die Endstücke dieser Drüsen stellen somit längliche Schläuche vor und werden demnach auch gewöhnlich als tubulöse Drüsen den übrigen Hautdrüsen gegenübergestellt.

Was die functionellen Differenzirungen anlangt, so ist über specielle Functionen der Daumendrüsen beim Männchen und der übrigen volaren Fingerdrüsen nichts Genaues bekannt, wenn solche Functionen auch vermuthet werden. Dagegen steht für die übrigen Hautdrüsen, die alle die einfach-alveoläre Grundform mehr oder minder rein beibehalten, fest, dass unter ihnen zweierlei Arten von

Drüsen zu unterscheiden sind, deren Specialisirung hinsichtlich des Secretes sich auch in sonstigen Eigenheiten, namentlich der Grösse und des Epithelcharakters, ausdrückt: die Schleimdrüsen und die Gift- oder Körnerdrüsen.

Nur diese beiden Formen sind hier zu behandeln, weil sie über die ganze Haut verbreitet vorkommen; die Drüsen der männlichen Daumenschwiele sowie die an der Volarseite der Finger werden erst im Zusammenhang mit den Hautgebieten, denen sie angehören, geschildert werden.

Die Auffassung, dass beim Frosch wie bei den übrigen Amphibien nur eine Art von Hautdrüsen vorkommt, die aber verschiedene Abänderungen zeigen kann, ist aus der principiellen Uebereinstimmung der Bauverhältnisse begründbar; sie wird auch von Gegenbaur (Vergleichende Anatomie, 1898) vertreten. Von diesen Hautdrüsen der Amphibien können die Knäueldrüsen der Säuger abgeleitet werden.

Wie beim Frosch, so behalten auch bei den übrigen Amphibien die Hautdrüsen zum bei Weitem grössten Theil den einfach-alveolären Typus bei. Nach der Zusammenstellung von Schuberg (1893) sind als Orte, wo ausnahmsweise Drüsen von tubulösem Bau gefunden werden, folgende namhaft zu machen: der Daumenballen der Anuren, die Haftscheiben und Gelenkballen von *Hyla arborea*, die Zehenenden von *Salamandra atra*, *Triton*, *Bufo variabilis* und *Alytes obstetricans*, die Cloake der Urodelen, sowie verschiedene Stellen des Kopfes bei mehreren Amphibienarten. Mit Ausnahme einer einzigen Drüsengruppe am Auge von Batrachoseps, Desmognathus und Plethodon sind alle diese Drüsen stets einfach, unverästelt; und auch in diesem letzteren Falle sind nur kurze Seitenäste zu beobachten, die sich anscheinend stets nur dicht vor dem blinden Ende des Drüsenschlauches ansetzen. (Literaturbelege siehe bei Schuberg.)

2. Die typischen einfach-alveolären Drüsen der Haut. a) Vorkommen. Arten. Function.

2. Die typischen einfach-alveolären Drüsen der Haut.

a) Vorkommen. Arten. Function.

In die Kategorie der typischen einfach-alveolären Drüsen gehören bei Weitem die meisten Drüsen, die in der Froschhaut vorkommen. Sie sind in grosser Menge über den ganzen Körper verbreitet, doch schwankt ihre Zahl in den einzelnen Gegenden sehr erheblich. Besonders reich an Drüsen ist die Haut des Rückens, sowohl des Rumpfes wie der Extremitäten (Eberth), und hier wieder sind die Wülste hinter den Ohren und die sogenannten Seitenwülste besonders reich an Drüsen, namentlich auch an den grossen Gift- oder Körnerdrüsen.

Von den beiden Formen der typischen alveolären Drüsen, den Schleimdrüsen und den Gift- oder Körnerdrüsen, überwiegen

die ersteren an Zahl im Allgemeinen beträchtlich über die letzteren; sie sind zudem gleichmässiger über den ganzen Körper verbreitet als die Körnerdrüsen, die mehr verstreut und nur an bestimmten Prädilectionsstellen stets in grösserer Anzahl beisammen stehen. Indessen ist, wie Junius hervorhebt, trotzdem und trotz aller Ungleichheit der numerischen Vertheilung der Drüsen auf die einzelnen Körpertheile die Anordnung doch eine derartige, dass in jeder Gegend Exemplare der beiden Formen, wenn auch in sehr wechselnder Anzahl, vorhanden sind. Eine Ausnahme macht vielleicht allein die Nickhaut, in der die Gift- oder Körnerdrüsen nicht gefunden werden.

Die einfach-alveolären Drüsen zeigen alle eine Anzahl gemeinsamer Merkmale der Form, der Lage und des Baues, denen einige Unterschiede, wesentlich die Grösse, das secernirende Epithel und das Secret betreffend, gegenüberstehen. Auf Grund dieser letzteren Merkmale sind die zwei genannten Drüsengruppen unterschieden.

Die Eintheilung in Schleimdrüsen und Körnerdrüsen stammt von Engelmann (1872), die Namen sind von der Verschiedenheit der Secrete hergenommen. Mit Rücksicht darauf, dass auch die Schleimdrüsen sich unter Umständen als „Körnerdrüsen", d. h. aber nur als Drüsen mit körnerreichen Zellen, präsentiren und so der letztere Name Anlass zu Missverständnissen und Verwechselungen geben kann und thatsächlich gegeben hat, schlägt Nicoglu vor, ihn ganz fallen zu lassen und dafür nur die rein physiologischen Bezeichnungen Schleim- und Giftdrüsen zu gebrauchen. Ich habe die alten Engelmann'schen Bezeichnungen vorläufig noch beibehalten.

Schleim- und Körnerdrüsen sind nicht nur bei den Fröschen, sondern auch bei den meisten anderen landlebenden Amphibien zu unterscheiden, und die starke Giftigkeit des Secretes lässt bei vielen derselben die Körnerdrüsen sogar in einen noch schärferen Gegensatz zu den Schleimdrüsen treten, als dies beim Frosch der Fall ist. Trotzdem wird die Berechtigung zur Unterscheidung der beiden Drüsenarten von einigen Autoren bestritten. Nach diesen sollen die beiden Drüsenformen vielmehr nur Phasen oder Stadien einer und derselben Form darstellen (Calmels, Leydig, Junius). Es wird später noch besonders auf diese Frage zurückgekommen werden. Hier mag nur bemerkt sein, dass die meisten Thatsachen zu Gunsten der Unterscheidung der beiden Drüsenformen sprechen. Es muss daran festgehalten werden, dass die schleimsecernirenden und die giftsecernirenden Zellen specifisch differenzirt sind, und dass sich intra vitam niemals eine schleimsecernirende Zelle in eine Giftzelle, oder umgekehrt eine Giftzelle in eine Schleimzelle umwandelt (M. Heidenhain, Nicoglu). Dagegen scheint es nicht ausgeschlossen, dass an Stelle einer ganzen zu Grunde

gehenden Drüse der einen Art bei der nachfolgenden Regeneration eine solche der anderen Art tritt.

Für *Triton cristatus* ist dieses Vorkommniss durch M. Heidenhain und Nicoglu thatsächlich beobachtet worden (siehe später: Regeneration der Drüsen). Für die Frösche fehlen diesbezügliche exakte Beobachtungen, dagegen ist für diese wiederholt betont worden, dass in dem Vorkommen und der Zahl der beiden Drüsenarten sehr viele individuelle Schwankungen vorkommen, und Hermann (1878) hält es für leicht möglich, dass auch Jahreszeit, Aufenthalt im Wasser oder im Trocknen u. dergl. Einfluss auf die relative Entwickelung der beiden Drüsengattungen haben. Die Vermuthung Hermann's gewinnt durch die Beobachtungen Heidenhain's und Nicoglu's an Wahrscheinlichkeit, und diese letzteren Beobachtungen zeigen zugleich — was besonders werthvoll ist —, wie das Zahlenverhältniss der Drüsen zu einander beim einzelnen Thier sich ändern kann, ohne dass eine Drüse der einen Art sich in eine solche der anderen „umwandelt". Gerade mit Rücksicht hierauf verdienten die Regenerationsvorgänge der Drüsen bei den Fröschen besondere Untersuchung.

Function der Drüsen und ihrer Secrete.

Die Unterscheidung von zweierlei Arten der typischen alveolären Hautdrüsen bei den Fröschen, Schleim- und Körnerdrüsen, erhält durch die Verschiedenheit der Secrete beider Formen eine Begründung und Stütze. Das Secret der Schleimdrüsen stellt eine schleimige, das der Körner- oder Giftdrüsen eine milchsaftähnliche Flüssigkeit mit zahlreichen rundlichen stark lichtbrechenden Körnchen dar. Die Reaction beider Secrete ist, wie aus den genauen diesbezüglichen Erhebungen von L. Hermann (1878) hervorgeht, eine verschiedene: bei dem Secret der Schleimdrüsen alkalisch, bei dem der Körnerdrüsen sauer. Dementsprechend ist die Wirkung des Hautsecretes verschiedener Körperstellen auf Lakmuspapier verschieden: das Secret der Rückenhaut innen von den Seitenwülsten reagirt alkalisch, das der Seitenwülste selbst kräftig sauer. Das Secret der weissen Ventralfläche der Unterschenkel schien regelmässig nur alkalisch zu reagiren, während die grüne Rückenseite und besonders die schwarzen Flecke ausnahmslos amphichromatisch reagirten. — Beiden Secreten werden auch verschiedene Aufgaben zugeschrieben. Während das schleimige Secret wesentlich zum Schutze der Haut selbst zu dienen scheint, indem es dieselbe vor Verdunstung schützt, besitzt das Secret der Körnerdrüsen scharfe giftige Eigenschaften und wird so zu einem Schutzmittel für das Thier. Allerdings sind in letzterer Hinsicht genaue Untersuchungen für die verschiedenen Rana-Species nicht gemacht: die zufällig und absichtlich angestellten Beobachtungen beziehen sich vor allen Dingen auf Bufo, Hyla, Bombinator, sowie von den Urodelen auf Triton und Salamandra. Bei der weitgehenden Uebereinstimmung des Baues, den die Giftdrüsen der letztgenannten Amphibien, besonders der drei Anurenformen, mit den Körnerdrüsen der Frösche besitzen, darf wohl auch auf eine analoge Function geschlossen werden, wenn auch die giftigen Eigenschaften der Hautsecrete der Frösche nicht so ausgebildet zu sein scheinen oder doch wegen der geringeren Entwickelung der Körnerdrüsen nicht so zur Geltung kommen, als bei den anderen Amphibien. Ueber die sehr starken Giftwirkungen des Hautsecretes der Laubfrösche, Kröten, Unken, Tritonen und Salamander liegen zahlreiche und sehr eingehende Beobachtungen und Untersuchungen vor: von Gratiolet und Cloëz (1851, 1852), Gemminger (1852), Zalesky (1866), Leydig (1876) u. A. Sie lehren, dass sich in der That bei kleineren Thieren, wie Fischen, Fröschen, Schildkröten,

Vögeln, und selbst Säugern nach subcutaner Einverleibung der Giftstoffe sehr bald die schwersten Vergiftungserscheinungen, namentlich heftige Krämpfe einstellen, denen schliesslich der Tod folgen kann. Namentlich das Salamandergift (Samandarin, Zalesky) hat besonders heftige und schwere Wirkungen, die von Zalesky sehr anschaulich geschildert werden. Eine grössere Anzahl hierher gehöriger Beobachtungen sind bei Dürigen (1897) mitgetheilt.

Auch die chemische Zusammensetzung einiger dieser Gifte ist bekannt (durch Zalesky, Calmels u. A.); eine genauere chemische Untersuchung des Secretes der Körnerdrüsen der Frösche scheint aber bisher noch nicht vorgenommen zu sein. Nur Engelmann macht über die Körnchen, die sich im Secret der Körnerdrüsen bei Winterfröschen finden, einige Angaben. Die Körnchen quollen in Wasser Anfangs auf, sanken aber dann mit einem Ruck unter Erblassen oft auf $^1/_4$ bis $^1/_9$ des Volums zusammen. Zugleich kamen in ihnen einige kaum messbare Körnchen zum Vorschein, von denen einige sich bald lösten, während die anderen sich allmählich zitternd durch die Flüssigkeit verbreiteten. Aehnlich wie Wasser wirkten Essig- und Salzsäure; concentrirt lösten sie die Körper völlig auf. Auch Aether und Alkohol (kalt) brachten die Körner zum Verschwinden. In Kalilauge von 10 bis 35 Proc. schrumpften sie auf etwa $^3/_4$ bis $^2/_3$ des Durchmessers, bekamen eine unregelmässige Form, eine dicke Membran und einen undeutlich körnigen, stark lichtbrechenden Inhalt. Auch in Kochsalz von 5 bis 10 Proc. schrumpften sie stark, blieben aber kugelig und ähnelten darum und durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen Fettkörnchen. Die Xanthoproteïnsäurereaction gaben sie deutlich.

Klebrigkeit des Secretes. Bei gewissen Formen der Anuren kommt, nach Leydig, dem Hautsecret noch eine weitere Eigenschaft in besonders hohem Maasse zu: die Klebrigkeit. So bei *Hyla arborea* und *Bufo calamita*. Sie soll hier dazu dienen, dem Thiere das Sichanheften an glatten Flächen und das Klettern zu erleichtern. *Hyla arborea* sitzt am Glase bloss mit dem Bauche angeheftet, während die Zehen von der Glasfläche abgewendet sind; ganz junge Thiere von *Bufo calamita* bedienen sich der hinteren Bauchgegend, um sich mittelst derselben beim Klettern an glatten Flächen festzuhalten. Vom Laubfrosch hat schon Roesel beobachtet, dass er sich auch mit Hülfe der Bauchhaut an senkrechten glatten Flächen festklebt, und diese Fähigkeit auf die Klebrigkeit des Hautsecretes zurückgeführt. Gegen diese Auffassung hat aber Schuberg (1891) wohlbegründete Bedenken geltend gemacht. Nach ihm ist die Klebrigkeit des Hautsecretes beim Laubfrosch nicht nennenswerth grösser als bei den Raniden, die doch jene Fähigkeit nicht besitzen, und die letztere hat somit in einem ganz anderen Moment ihren Grund: in der speciell dem Laubfrosch zukommenden Fähigkeit, die Bauchhaut so glatt zu spannen, dass eine Adhäsionswirkung zwischen ihr und irgend einer anderen glatten Fläche erfolgen kann. Diese Fähigkeit liegt wieder in besonderen Beziehungen der Muskulatur zur Haut begründet; durch eine klebrige Flüssigkeit kann ihre Wirkung unterstützt werden, doch ist die letztere dabei nicht die Hauptsache.

Beziehungen der Drüsen zur Hautathmung. Es ist auch von einer Beziehung der Drüsen zu der Hautathmung geredet worden, und Harley (1857) betrachtete die Drüsen geradezu als die Organe der Hautrespiration. Wenn auch zugegeben werden muss, dass wir über die anatomischen Einrichtungen für die Hautrespiration so gut wie nichts Bestimmtes wissen (abgesehen davon, dass gewisse Hautpartieen hochvenöses Blut erhalten), so bleibt doch eine directe Beziehung der Drüsen zur Hautathmung zum Mindesten sehr zweifelhaft. Dagegen

dürfte eine indirecte Beziehung insofern bestehen, als nur bei gut durchfeuchteter Haut die Respiration gut von Statten geht.

b) Form, Lage, Vertheilung der typischen einfach-alveolären Drüsen.

b) Form, Lage, Vertheilung der typischen einfach-alveolären Drüsen.

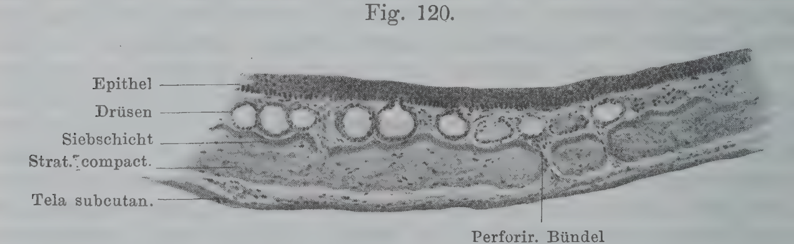
Gemeinsame Merkmale.

Die Grundform aller einfach-alveolären Hautdrüsen ist die einer dickbauchigen Flasche mit engem Halse; es sind somit an der Einzeldrüse stets ein bauchiger Körper und ein schmaler Ausführungsgang zu unterscheiden.

Bei *Bufo variabilis*, *Bufo calamita* und *Pelobates* beobachtete Leydig (1876; Abbildungen: 1877, Taf. VI, Fig. 62; Taf. VIII, Fig. 79) gefächerte Drüsen und sprach dieselben als transitorische Formen an, bedingt durch einen bestimmten Contractionszustand der glatten Muskelzellen der Drüsenwandung. P. Schultz bestätigt dies für die Giftdrüsen der Kröten und Salamander. Bei Fröschen sind ähnliche Zustände an den Schleimdrüsen beobachtet worden (Ascherson, Stricker und Spina, Drasch).

Lage. Der Ausführungsgang durchsetzt zum grössten Theil die Epidermis, nur ein kleines Stück von ihm liegt bereits im Corium. Der Drüsenkörper ist in das *Stratum spongiosum* des Coriums eingelagert und reicht gewöhnlich durch die ganze Dicke desselben. Unmittelbar unter den Drüsen zieht die Siebschicht des *Stratum compactum* hin, eine flache Mulde für jeden Drüsengrund bildend.

Fig. 120.



Schnitt durch die Bauchhaut. 40 mal vergrössert.

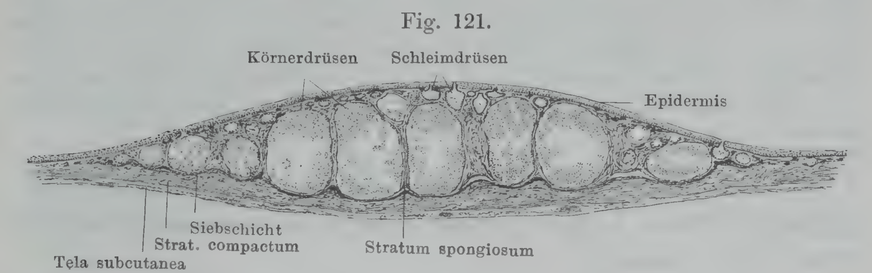
Manchmal findet sich auf Schnitten zwischen dem Drüsengrund und der Siebschicht ein Zwischenraum, der wohl einem Lymphraum entspricht (S. 490). Zwischen den Drüsen bildet das *Stratum compactum* Erhebungen, die gegen das *Stratum spongiosum*, manchmal recht beträchtlich, vorspringen (Fig. 120).

Da das *Stratum spongiosum* in seiner Dicke von der Grösse der Drüsen abhängig ist, so ist es nicht nur in den verschiedenen Gegenden des Körpers von

sehr ungleicher Mächtigkeit, sondern wechselt auch auf demselben beschränkteren Gebiete, wie z. B. an der Bauchhaut, wo grössere und kleinere Drüsen in einigem Abstand von einander stehen, in seiner Dicke von Stelle zu Stelle, und die Oberfläche der Siebschicht bildet starke wellige Erhebungen und Vertiefungen.

Nur an den Stellen, wo sehr grosse und sehr kleine Drüsen zugleich auf demselben Gebiete vorkommen, ist das Verhalten ein etwas anderes. Hier, wie z. B. an den Seitenwülsten des Rückens, stehen

Fig. 121.



Querschnitt durch einen Seitenwulst der Rückenhaut von Rana esculenta (vergr. circa 20fach).

die grossen Drüsen, die die ganze Dicke des *Stratum spongiosum* einnehmen, so dicht, dass sich zwischen ihnen das *Stratum compactum* nicht emporschieben kann, und so nehmen die kleinen Drüsen hier nur die oberflächlichste Zone des *Stratum spongiosum* ein (Fig. 121).

Besonderheiten beider Drüsenformen.

α) Schleimdrüsen. (Kleine Drüsen, Hensche; dunkle und helle Drüsen, Stieda; kleine dunkle und mittelgrosse helle Drüsen, Eberth; Schleimdrüsen, Engelmann.)

Die von Engelmann als Schleimdrüsen bezeichneten Drüsen finden sich am ganzen Körper in sehr grosser Zahl; an manchen Stellen so dicht, dass sie sich fast berühren. Sie sind durchschnittlich viel kleiner als die Körnerdrüsen.

Engelmann zählte bei *Rana fusca* auf einem Quadratmillimeter in der Bauchhaut 62 bis 68, in der Haut von der Unterfläche des Ober- und Unterschenkels an einigen Stellen bis zu 76, an anderen nur 30 bis 40 Schleimdrüsen. Durchschnittlich kommen auf einen Quadratmillimeter Hautoberfläche 60 Schleimdrüsen, so dass, wenn man die Gesammtfläche der von Schleimdrüsen besetzten Hauttheile zu 50 Quadratcentimeter annimmt, für einen Frosch sich etwa 300000 Schleimdrüsen ergeben. Diesen kommt somit offenbar der weitaus grösste Antheil an der Secretionsarbeit der Haut zu.

Die Form der Einzeldrüse ist, wie schon gesagt, die einer kurzhalsigen Flasche. Als Idealform bezeichnet Engelmann die einer Kugel, der an dem oberen (der Epidermis zugekehrten) abgestutzten

und selbst dellenförmig eingedrückten Pole ein cylindrisches Ansatzstück, der Ausführungsgang, angefügt ist. Die Drüsen der Nickhaut sind die am typischsten geformten, auch die der Bauch- und Schenkelhaut repräsentiren noch im Ganzen die Idealform, während in der Schwimmhaut die unregelmässigsten Formen beobachtet werden.

Auch Messungen an den unversehrten, lebenden, im Zustande mittlerer Ausdehnung befindlichen Drüsen der Bauch-, Schenkel-, Schwimm- und Nickhaut sind von Engelmann ausgeführt worden. Sie ergaben für den mittleren Äquatorial- oder Querdurchmesser Werthe zwischen 0,06 und 0,21 mm; am häufigsten fanden sich Werthe zwischen 0,12 und 0,16 mm. Die Länge der Drüsenaxe, von Pol zu Pol, pflegt in jedem Falle etwa gleich der mittleren Länge des Querdurchmessers zu sein.

β) Körner- oder Giftdrüsen. (Grosse Drüsen, Hensche; contractile Drüsen, Stieda; grosse dunkle Drüsen, Eberth; Körnerdrüsen, Engelmann.)

Die Körnerdrüsen sind durchschnittlich viel grösser als die Schleimdrüsen und sind nicht so gleichmässig über den ganzen Körper vertheilt wie diese. Sie sollen zwar, nach Junius, nirgends ganz fehlen, doch sind gewisse Localitäten ganz besonders durch ihr reichlicheres Vorkommen ausgezeichnet. Es sind vier: die Wülste hinter den Ohren, die Seitenwülste des Rückens, die Umgebung des Afters, die Rückenfläche des Ober- und Unterschenkels, namentlich an der äusseren und inneren Seite.

Sehr vereinzelt finden sie sich nach Engelmann in der Mitte des Rückens, äusserst spärlich — kaum zwei oder drei auf den Quadratcentimeter — auf der Bauchseite des Rumpfes und der Extremitäten. In der Schwimmhaut kommen in der Regel einzelne vor (siehe Schwimmhaut), in der *Membrana nictitans* fehlen sie.

Eine ähnliche Anordnung wie die Körnerdrüsen der Frösche zeigen auch die Giftdrüsen der Kröten und Salamander, die ihnen entsprechen. Sie sind hier, ihrem Zweck entsprechend, nur auf den Rücken des Körpers und der Gliedmaassen beschränkt. Besonders grosse Anhäufungen finden sich unmittelbar hinter den Augen in der Ohrgegend, die sogen. Parotiden. Ausserdem sah P. Schultz, der die letzten genauen Erhebungen darüber angestellt hat, beim Salamander regelmässig eine zweite ungleich kleinere Anhäufung am Kieferwinkel. Bei der Kröte sind die einzelnen Drüsen unregelmässig über die Rückenfläche zerstreut und verleihen der Haut die bekannte eigentümliche warzige Beschaffenheit. Dagegen ist beim Salamander die Vertheilung eine regelmässigere: erstlich in einer Reihe, die längs der ganzen Wirbelsäule jederseits bis zur Schwanzspitze herabzieht, und ausserdem in einer zweiten, die parallel zu der ersten an der Seite des Rumpfes von der vorderen bis zur hinteren Extremität zieht.

Die Grundform der Körnerdrüsen ist wie die der Schleimdrüsen die einer bauchigen kurzhalsigen Flasche. In den Seiten-

wülsten des Rückens, wo sie sehr dicht an einander gedrängt stehen, nehmen sie länglichere und mehr kantige Formen an (Fig. 121). Sie sind hin und wieder der Wohnsitz von Nematoden.

Nach Messungen von Engelmann beträgt der Querdurchmesser dieser Drüsen meist 0,2 bis 0,4 mm, doch finden sich auch kleinere bis zu 0,13 mm herab, und grosse bis 0,8 mm und darüber.

In den Seitenwülsten des Rückens (*Rana esculenta*) sind die Körnerdrüsen so mächtig entwickelt und so eng gestellt, dass das Corium zwischen ihnen auf dünne Scheidewände reducirt ist. Schnitte, die genau quer durch einen Seitenwulst hindurchgehen, zeigen sehr deutlich, wie diese Wulstbildung thatsächlich nur durch die mächtig entwickelten Drüsen zu Stande kommt (Fig. 121).

Dasselbe Verhalten des Coriums zeigt sich offenbar auch an der „Parotis“ von *Bufo vulgaris*, in der sehr grosse Drüsen (Giftdrüsen) dicht gedrängt stehen. Auch hier ist, nach Leydig (1876), das Corium „zu einem blossen Fachwerk zurückgebildet“. Die Form der Einzeldrüse, wie sie Seeck (1891, Fig. 4 der Tafel) abbildet, entspricht durchaus der, die die Seitenwulstdrüsen von *Rana esculenta* zeigen.

c) Feinerer Bau der typischen einfach-alveolären Drüsen.

c) Feinerer Bau der typischen einfach-alveolären Drüsen.

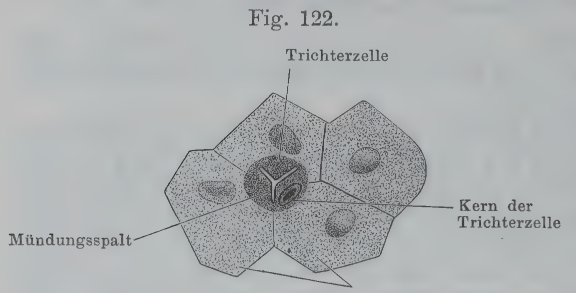
Auch im feineren Bau besitzen die beiden Drüsenarten eine Anzahl übereinstimmender Charaktere, die daher auch gemeinsam zu besprechen sind. Sie betreffen hauptsächlich den Ausführungsgang; den Drüsenkörper nur insofern, als an ihm bei beiden Drüsenarten ein Aufbau aus einem Epithel, einer *Tunica muscularis* und einer *Tunica fibrosa* festzustellen ist. Die specielle Ausbildung dieser Schichten, namentlich des Epithels, zeigt aber Verschiedenheiten.

Ausführungsgang.

Der Ausführungsgang durchsetzt bei allen Drüsen zunächst die Epidermis senkrecht oder schief zur Hautoberfläche (Fig. 121 und Fig. 124), dann folgt noch ein kurzer im Corium liegender Abschnitt, und dieser geht dann in den Drüsenkörper über. Die äussere Mündung des Ausführungsganges ist sehr eng, in der Epidermis erweitert sich das Lumen. Die Mündung erscheint, von der Fläche betrachtet, als ein dreistrahliger Y-förmiger Spalt (Fig. 122), und dementsprechend ist auch der äusserste Gangabschnitt auf dem Querschnitt gestaltet, d. h. seine Wand ist in drei Falten zusammengefaltet. Dieser äusserste Abschnitt des Ganges (die obere Hälfte oder das obere Drittel) wird ausgekleidet von einer dünnen und resistenten Schicht, die mit dem *Stratum corneum* der Epidermis zusammenhängt, gewissermaassen eine eingestülpte Partie dieses Stratums darstellt und mit demselben bei der Häutung als eine röhren- oder trichterförmige

Bildung abgestossen wird. Unterhalb derselben erfährt der Ausführungsgang seine Begrenzung durch Zellen der Epidermis, die kleiner als die übrigen und kreisförmig um den Gang herum gestellt sind. Ausser diesen, die das Lumen des Ganges direct begrenzen, sind auch die ihnen unmittelbar folgenden Epidermiszellen noch durch ihre Kleinheit und Stellung (concentrisch um die directe Auskleidungslage des Ganges herum) ausgezeichnet, so dass man mit Junius zwei Zellschichten als Begrenzung des Ganges unterscheiden kann. Auch der im Corium liegende kurze Gangabschnitt wird von zwei Lagen von Zellen begrenzt. Diese sind länglich spindelförmig gestaltet.

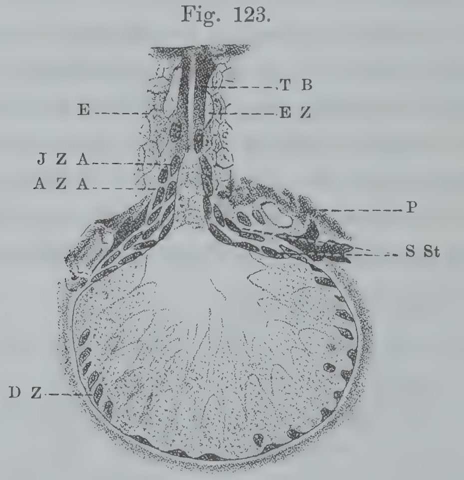
Fig. 122.



Drüsenmündung in der Ansicht von oben. Nach Junius.

Die Bezeichnungen sind entsprechend der Auffassung von Heidenhain und Nicoglu geändert. Nach Junius würde jeder der drei Abschnitte der Trichterzelle einer ganzen Zelle entsprechen; von diesen drei Mündungszellen würde aber im vorliegenden Falle nur eine einen Kern besitzen.

Fig. 123.



Schleimdrüse mit mittelhohen Zellen (R. esculenta). Nach Junius. In den Bezeichnungen etwas verändert.

E Epidermis.
T B Trichterförmige Bildung des Drüsenausführungsganges.
E Z Zelle, die Junius als Ersatzzelle des Trichters auffasst.
J Z A Innere Zelllage des Ausführungsganges.
A Z A Aeussere Zelllage des Ausführungsganges.
S St Schaltstück (unterer Theil des Drüsenhalses, nach Junius).
D Z Zellen des Drüsenkörpers.
P Pigment.

Die meisten Controversen bestehen über den äufsersten Abschnitt des Ausführungsganges und seine Mündung auf der Oberfläche der Epidermis.

Nach M. Heidenhain und Nicoglu wird die Mündung des Ganges von einer einzigen Epidermiszelle, der Trichterzelle, umgeben, und ein besonderer Abschnitt dieser Zelle ist es auch, der jene röhrenförmige Auskleidung des Ausführungsganges bildet. Es wären somit an der Trichterzelle zwei Abschnitte zu unterscheiden. Der eine Abschnitt, der auch den Kern be-

herbergt, liegt, scheibenartig gestaltet, oberflächlich im Gebiete des *Stratum corneum*, der andere dagegen stellt einen hautartig verdünnten Theil des Zellkörpers dar, der in den Ausführungsgang der Drüse herabgestülpt ist. Die ganze Zelle mit ihren beiden Abschnitten ist dabei ringförmig auf sich selbst zurückgerollt, und die sich berührenden Ränder des eingerollten Zellkörpers erzeugen eine Nahtlinie, die an den abgeworfenen Oberhautfetzen des Frosches (nach Anwendung der Hämatoxylin-Eisenfärbung) an dem oberen breiten Trichtertheil des Zellkörpers leicht kenntlich ist. Der trichterförmige, den Drüsengang auskleidende Theil der Zelle steht durch typische Intercellularbrücken mit den unterliegenden Epidermiszellen in Verbindung und erweist sich schon dadurch als integrirenden Theil des Körpers der Trichterzelle. Von diesen unterliegenden Epidermiszellen sind eine oder zwei ebenfalls vollkommen um den ausführenden Canal herumgerollt, so dass auf Flächenschnitten durch die Epidermis die betreffenden Nahtlinien erkennbar sind. Diese Zellen treten bei den Häutungen des Thieres an die Stelle der Trichterzelle.

Schon frühere Autoren, wie Harley, Ciaccio, Eberth und Engelmann, lassen den Ausführungsgang der Drüse im Bereiche einer Zelle (Stomazelle, Eberth) ausmünden. In der speciellen Auffassung des Sachverhaltes kommt dabei Ciaccio der Ansicht, die von Heidenhain und Nicoglu vertreten wird, am nächsten: er lässt die röhrenförmige Auskleidungshaut des Drüsenganges direct in die Mündungszelle übergehen, betrachtet sie also als Theil derselben. Dagegen betrachtet Eberth die structurlose Membran, die den äusseren Theil des Drüsenganges auskleidet, als eine cuticulare Bildung, die im Gebiete der dreistrahligen Öffnung an der Stomazelle inserirt und vielleicht auch noch die freie Fläche der Stomazelle als Cuticula bedeckt. Als Cuticula bezeichnen auch Engelmann und Leydig die Auskleidungsmembran des Drüsenganges. Durch die Darstellung von M. Heidenhain und Nicoglu verliert das Verhalten der Drüsenmündung das Unverständliche; namentlich die Schwierigkeit, die sich ergab, wenn man die Stomazelle als von dem Ausführungsgang central durchbohrt sich vorzustellen suchte, wird durch die oben wiedergegebene Auffassung vermieden und beseitigt. Auch die scheinbare Kleinheit der Trichterzelle im Vergleich mit den anderen Zellen des *Stratum corneum* erklärt sich so: der im Niveau der Hautoberfläche gelegene Theil der Trichterzelle ist eben nicht die ganze Zelle, sondern ein grosser Abschnitt derselben ist in den Drüsengang eingestülpt.

Zu einer anderen Auffassung des Sachverhaltes ist der letzte Bearbeiter der Hautdrüsen des Frosches, Junius, gekommen. Er fasst die trichterförmige Bildung auf als entstanden aus der Verschmelzung mehrerer eingestülpter Zellen des *Stratum corneum*, deren Grenzen aber nicht mehr sichtbar seien. Umgeben wird die trichterförmige Bildung, nach Junius, von einigen Zellen, die sich durch eine etwas veränderte Gestalt und an tingirten Schnitten auch durch mattere Färbung von den benachbarten Zellen unterscheiden. Junius fasst diese Zellen als Ersatzzellen für die auf, die den Trichter bilden und, wie gesagt, bei der Häutung mit abgestossen werden. Der dreistrahlige Spalt, mit dem der Ausführungsgang auf der Hautoberfläche mündet, liegt nach Junius zwischen drei Zellen der oberflächlichsten Epidermislage, von denen allerdings manchmal nur eine oder zwei einen Kern enthalten; zuweilen konnte Junius aber auch in allen dreien je einen Kern beobachten. Die drei Zellen unterscheiden sich durch ihre Kleinheit und ovale Form von den übrigen, grossen und polygonalen Zellen des *Stratum corneum* (Fig. 122).

Wenn die Angabe betreffs des Vorkommens der Kerne richtig ist, so wäre aufs Neue zu untersuchen, ob nicht vielleicht unter Umständen sich mehr als eine Zelle an der Auskleidung der Gangmündung betheiligen. Auch Seeck giebt an, dass die Mündung gewöhnlich zwischen mehreren Epidermiszellen liegt.

Drüsen-körper.

Drüsenkörper.

Der Körper aller einfach-alveolären Drüsen lässt drei Schichten unterscheiden: 1. das Epithel, 2. die *Tunica muscularis*, 3. die *Tunica fibrosa*. Diese Schichten sind für die beiden Drüsenarten gesondert zu betrachten.

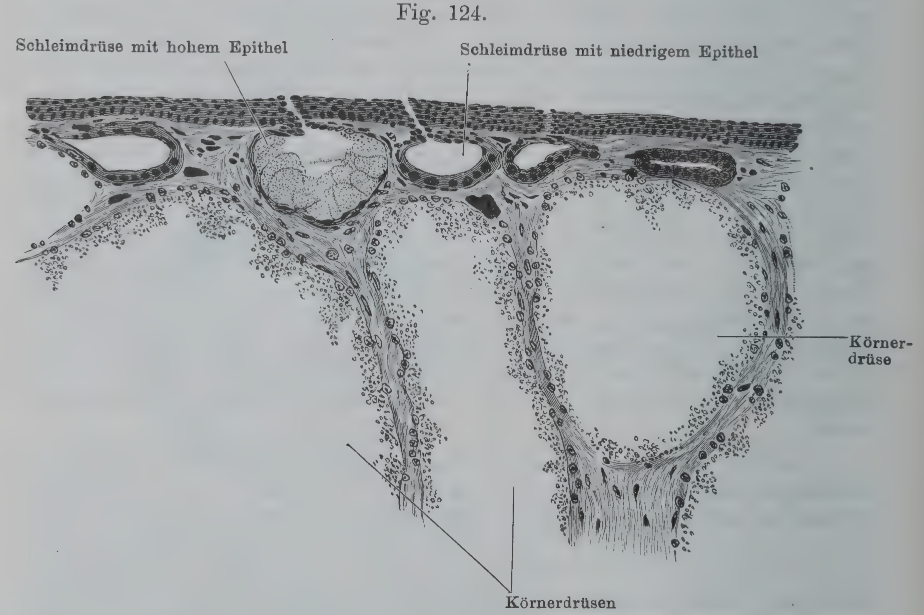
α. Schleim-drüsen.

α. Schleimdrüsen.

1. Epithel.

Das Epithel, das den Körper der Schleimdrüsen innen auskleidet und der Muskelhaut unmittelbar aufsitzt, besteht im grössten Theil der Drüse aus einer einfachen Lage von Zellen, die am Boden der

Fig. 124.



Partie aus einem Seitenwulst von Rana esculenta; c. 150 fach vergrössert. Körnerdrüsen und Schleimdrüsen; letztere mit verschiedenem Verhalten des Epithels.

Drüse am grössten sind, gegen den Ausführungsgang hin aber an Grösse abnehmen. Nur in einem kleinen, unmittelbar an den Ausführungsgang sich anschliessenden Gebiet der Drüse ist das Verhalten ein anderes: hier sind zwei Lagen niedriger spindelförmiger Zellen vorhanden, wie in dem unteren Theil des Ausführungsganges, der im

Corium liegt. Die Zellen des übrigen, grössten Theiles des Drüsenkörpers zeigen je nach dem Functionszustand ein verschiedenes Aussehen.

In dem einen Falle sind die Zellen, die sehr eng an einander stehen, niedrig, auf Meridianschnitten der Drüse kubisch, von der Basis betrachtet (auf Schnitten, die die Drüsenwand tangential treffen), polygonal gestaltet. Gegen einander und gegen das Lumen der Drüse sind sie deutlich begrenzt. Der Kern erscheint im Verhältniss zur Zelle sehr gross und nimmt den grössten Theil derselben ein, so dass die Kerne je zweier Nachbarzellen einander sehr nahe kommen. Das Lumen der Drüse ist weit.

Ein zweiter Zustand zeigt ein ganz anderes Aussehen. Hier sind die Zellen hoch, kegelförmig gestaltet und springen weit in das Drüsenlumen vor, dieses verengernd und selbst ausfüllend. Die Kerne liegen ausgesprochen basal und sind klein im Verhältniss zum Zellleibe. Die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen sind auf Schnitten gut erkennbar (Fig. 123). Zwischen beiden Zuständen giebt es vielfache Uebergänge. Manchmal finden sich auch in derselben Drüse hohe und niedrige Zellen neben einander.

Der Inhalt der Epithelzellen besteht nach Engelmann im Wesentlichen aus einem in Wasser, sehr verdünnter Essig- und Salzsäure und in Alkalien sogleich enorm aufquellenden Protoplasma, welches häufig, namentlich an seiner freien Oberfläche, rundliche Körnchen einer in den genannten Agentien gleichfalls rapide quellenden Substanz enthält. Diese Körnchen sind nicht in allen Zellen einer und derselben Drüse in gleicher Menge vorhanden; in manchen Drüsen fehlen „Körnchenzellen" ganz. Die Körner fasst Biedermann als eine Vorstufe des Mucins auf; in dieses sollen sie sich später umwandeln. Drasch bestreitet die Richtigkeit dieser Auffassung (siehe später).

Zeller (1878) sah nach Infusion von indigschwefelsaurem Natron in das Blut des lebenden Frosches das die Hautdrüsen umgebende Bindegewebe blau gefärbt und, damit zusammenhängend, blaue Farbstoffabscheidungen zwischen den Drüsenzellen; die letzteren selbst blieben dagegen ganz farblos. Aus diesen Erscheinungen, die in gleicher Weise an der *Glandula intermaxillaris* beobachtet wurden (siehe S. 27 dieses Theiles), schliesst Zeller, dass zwischen den Zellen sich flüssige oder zäh-weiche Massen finden, deren Inhalt mit demjenigen des Saftkanalsystemes des Bindegewebes in Beziehung steht. (In einem Falle fand Zeller ausser dem feinen Netzwerk zwischen den Drüsenzellen noch ein zweites viel grobmaschigeres Gitterwerk injicirt, dessen Maschen über dem ersteren lagen. Zeller vermochte es nicht zu erklären; ich möchte es für nicht unwahrschein-

lich halten, dass es durch die Intercellularräume zwischen den glatten Muskelzellen gebildet war.)

Das Secret der Schleimdrüsen ist eine farblose, durchsichtige, wässerige Flüssigkeit, die etwas Schleim enthält (Engelmann).

Von den beiden erwähnten Zuständen des Epithels ist der erste (platte Zellen, weites Lumen) der, den Stricker und Spina als den ringförmigen bezeichnen, weil dabei die Drüsenzellen auf dem grössten Durchschnitt der Drüse einen schmalen, das weite Drüsenlumen umgebenden Saum oder Ring bilden. Das gegentheilige Extrem ist der pfropfartige Zustand; hier füllen die Zellen das Drüsenlumen bis zum völligen Verschluss desselben aus. Zwischen beiden Extremen liegen Mittelstadien.

Von früheren Autoren wurden die beiden Zustände als verschiedene Formen von Drüsen aufgefasst und beschrieben. Stieda bezeichnet die Drüsen mit dem weiten Lumen und niedrigen Epithel als dunkle Drüsen und die mit den hohen homogenen Zellen und mit engem Lumen als helle Drüsen und bemerkt dazu, dass die Drüsen mit dem niedrigen Epithel im Allgemeinen kleiner sind, als die mit dem hohen. Eberth bildet eine Drüse mit niedrigem platten Epithel ab, erwähnt ihrer im Text aber nicht besonders; dagegen beschreibt er hier kleine dunkle und mittelgrosse helle Drüsen, die beide ein ziemlich hohes Epithel und verhältnissmässig weites Lumen besitzen (beide entsprechen etwa „Mittelstadien"). Die Zellen der kleinen dunklen Drüsen zeigen ein körniges (daher dunkles) Protoplasma, die der mittelgrossen hellen besitzen einen schleimigen, daher hellen Inhalt. Letztere entsprechen also ganz den hellen Drüsen Stieda's. (Engelmann deutet die „dunklen" Drüsen Stieda's als contrahirte, die „hellen" als erweiterte Schleimdrüsen; doch entspricht das nicht der Darstellung und den Bildern, die Stieda von den Drüsen giebt.)

Thatsächlich handelt es sich bei jenen beiden Zuständen aber nicht um verschiedene Drüsenformen, sondern nur um verschiedene Phasen einer und derselben Drüsenart, wie Engelmann zuerst betont hat. Auf die Bedeutung der beiden Zustände ist später einzugehen.

2. *Tunica muscularis.*

Die Muskelhülle der Schleimdrüsen ist ausserordentlich dünn und besteht aus einer einzigen Lage von 16 bis 20 plattspindelförmigen, verhältnissmässig kurzen und breiten glatten Muskelzellen (Engelmann). Sie sind meridional um den Drüsenkörper angeordnet und schieben sich mit ihren Enden zwischen einander.

Nach Engelmann und Seeck bilden sie am Drüsenkörper durch enge Aneinanderlagerung eine zusammenhängende Hülle, während nach Junius an den Schleimdrüsen fast niemals eine stark entwickelte Muskelhülle, jedoch häufig Auflagerungen kleinerer zerstreut liegender Muskelzellen vorkommen.

Das Verhalten der Muskelzellen am oberen Drüsenpol (an den sich der Ausführungsgang anschliesst) ist für die Hautdrüsen der Frösche noch nicht ganz unbestritten festgestellt. Die Angabe freilich, dass die Muskelzellen hier die Continuität des Epithels durchbrechen, indem sie sich zwischen die Epithelzellen einschieben (Engelmann, Seeck), ist in dieser Form nicht bestätigt worden, dagegen ist es wohl möglich, dass die Muskelzellen sich längs des Ausführungsganges in die tiefsten Schichten der Epidermis vorschieben.

Für die Tritonen und Salamander ist dieses Verhalten thatsächlich als erwiesen anzusehen (Leydig, Nicoglu, Vollmer); auch für die Frösche wird es durch gewisse Beobachtungen Engelmann's wahrscheinlich. Junius ist allerdings mehr zu der Auffassung geneigt, dass die Muskelzellen auf dem unteren Theil des Ausführungsganges endigen, der im Corium liegt.

Das Eindringen der glatten Muskelzellen in die Epidermis würde durch die genetische Zusammengehörigkeit der beiderlei Elemente (s. u.) erklärt werden; functionell ist es als eine Einrichtung zu betrachten, die der Muskelhaut Halt giebt: als eine Verankerung der Muskelfasern an der Epidermis, wodurch ein *Punctum fixum* geschaffen wird, gegen welches der Drüseninhalt bei Contraction der glatten Muskulatur hinbewegt wird (Nicoglu).

3. *Tunica fibrosa.*

Aussen von der Muskellage wird jede Drüse von einer faserigen Bindegewebshaut, die auch Kerne einschliesst, umgeben. Engelmann konnte an den Schleimdrüsen von *Rana esculenta* die *Tunica fibrosa* durch tagelanges Einlegen in schwach mit Essigsäure angesäuertes Wasser als eine geschlossene Membran darstellen. An lebenden Drüsen ist sie (besonders an der Nickhaut) durch sehr hohes Lichtbrechungsvermögen ausgezeichnet (Engelmann).

Gefässe der Schleimdrüsen.

Nach Engelmann ist da, wo viele Drüsen zusammenstehen, im Allgemeinen auch ein reiches Capillarnetz vorhanden, doch zeigt die Gestalt und Anordnung desselben nichts Specifisches. Die Capillaren ziehen, scheinbar wie es der Zufall bringt, näher oder ferner an den Drüsen vorbei. In dem gefäss- und drüsenarmen Theil der Nickhaut beträgt der kürzeste Abstand zwischen beiden oft mehr als das Doppelte des Drüsendurchmessers. Von den Lymphbahnen gilt im Wesentlichen dasselbe.

Nerven der Schleimdrüsen.

Zu jeder Drüse treten (Engelmann) von unten oder von der Seite, auch wohl von oben her Zweige des oberflächlichen Nervenplexus des Coriums. Stets sind es sehr dünne blasse Fasern. Sie lösen sich an der Oberfläche der Drüse durch wiederholte Theilung in ziemlich zahlreiche, die Muskelhaut eng umspinnende Fäserchen von grösster Feinheit auf. Kurze, sehr dünne Zweige derselben legen sich den Muskelzellen an. Weiter vermochte Engelmann sie nicht zu verfolgen. (Openchowski will ihre letzten Enden bis in die Drüsenzellen verfolgt haben.) Dass die Schleimdrüsen unter der Herrschaft des Nervensystems stehen, geht aus zahlreichen Beobachtungen hervor.

Zur Lehre von der Secretion der Schleimdrüsen. Gestaltveränderungen derselben.

Zur Lehre von der Secretion der Schleimdrüsen. Gestaltveränderungen derselben.

Ascherson entdeckte 1840 an den Drüsen der Schwimmhaut des lebenden Frosches Bewegungserscheinungen, d. h. Erscheinungen der Contractilität, die sich durch sehr merkliche Veränderungen der Form und Grösse der Drüse zu erkennen gaben. Ascherson sah die Drüsen sich verkleinern oder vergrössern und zugleich ihre Gestalt verändern: aus der gewöhnlich runden oder ovalen Form bei Verkleinerung in eine eckige verzogene übergehen. Zugleich wurden Veränderungen an den Drüsenmündungen, Oeffnung und Schluss derselben,

wahrgenommen, ohne dass jedoch ein Zusammenhang zwischen den Veränderungen der Drüsen und denen ihrer Oeffnungen nachweisbar gewesen wäre: es wurden sowohl expandirte als contrahirte Drüsen mit offenen und geschlossenen Mündungen gesehen. Durch Befeuchten der Haut mit Salmiaklösung konnten die Contractionen willkürlich hervorgerufen werden. Bei den Contractionen wurden auch partielle Auftreibungen und Einschnürungen der Drüsenwandung beobachtet („gefächerte Drüsen", siehe S. 552).

Die Beobachtungen Ascherson's forderten um so mehr zur Nachuntersuchung auf, als zu erhoffen war, hierdurch wichtige Aufschlüsse über den Secretionsprocess der Drüsen überhaupt zu gewinnen. Doch ist erst durch Engelmann's Arbeit (1872) die ganze Frage wirklich in Aufnahme gekommen. Die Resultate, die sich für die einzelnen Untersucher dabei ergeben haben, weichen allerdings recht beträchtlich von einander ab. Ausführlich kann auf die einzelnen Secretionstheorieen hier natürlich nicht eingegangen werden; nur einige Hauptpunkte seien berührt.

Was zunächst die Gestaltveränderungen der Drüsen anlangt, so bestätigt Engelmann, wie auch alle Nachuntersucher, dass sich die Schleimdrüsen der Froschhaut (am häufigsten wurde ihrer Durchsichtigkeit halber die Nickhaut untersucht) beständig in Bewegung befinden: unablässig ändern sie ihre Form, ihre Dimensionen, Grösse und Gestalt des Drüsenlumens. Zusammenziehungen und Erweiterungen sind zu unterscheiden. Dabei constatirte Engelmann auch sehr deutliche Veränderungen des Drüsenepithels. Im Zustand vollkommener Erschlaffung der Drüse bildet das Epithel eine niedrige, nach dem Drüsenlumen zu scharf und glatt begrenzte Haut, während gleichzeitig die Drüsenhöhle sehr weit und mit wässeriger Flüssigkeit gefüllt ist. Dagegen füllt im Zustand höchster Contraction das stark (bis zum Vier- und Fünffachen) und oft ungleichmässig verdickte Epithel das ganze Lumen der nun kleiner gewordenen Drüse aus. Die Epithelzellen sind dann aus der platten Form, die sie im Zustand der Erschlaffung besitzen, in eine langgestreckt cylindrische oder kegelförmige übergegangen. Nach Engelmann's Auffassung ist die Gestaltveränderung der Gesammtdrüse die Hauptsache, die Veränderung der Epithelformen wesentlich eine Folge der ersteren. Die Verkleinerung der Drüse ist eine Wirkung der Contraction der Muskelhülle, sie bedingt im Wesentlichen auch die Verengerung des Drüsenlumens. Hierbei können unterstützend wirken: einmal (bei aussergewöhnlich erweiterten Drüsen) die elastischen Kräfte der übermässig gedehnten Epithel- und Muskelhaut und ferner eine Quellung der Epithelzellen. Letztere ist in einigen künstlich herbeigeführten Fällen (Einwirkung gewisser chemischer Agentien) die alleinige Ursache vom Verschwinden des Drüsenlumens. Die Wiederausdehnung der Drüsen ist nach Engelmann theils bedingt durch die elastischen Kräfte der Drüsenwand, vielleicht unterstützt durch die des umgebenden Gewebes, theils aber durch Absonderung neuen Secretes in das Drüsenlumen hinein, die unter sehr hohem Druck erfolgt. Bei der Secretion selbst nahm Engelmann eine Betheiligung der Muskelhülle an: durch die elektromotorischen Kräfte derselben werde eine continuirliche Flüssigkeitsströmung aus dem umgebenden Gewebe in die Drüsenhöhlung hinein unterhalten; die Contractionen der Hülle stossen dann von Zeit zu Zeit das Secret aus der Drüse heraus. Danach hätten also die Gestaltveränderungen des Epithels mit dem Secretionsprocess Nichts zu schaffen. (Mit der Annahme, dass das Höherwerden des Epithels eine Folge der Drüsencontraction, die Abplattung des Epithels eine solche der Drüsenerweiterung sei, steht in Widerspruch die Beobachtung (Stieda,

Eberth, Leydig), dass gerade die Drüsen mit den hohen cylindrischen Zellen im Allgemeinen grösser sind als die mit dem platten Epithel.)

Sehr anders lauten die Ergebnisse von Stricker und Spina. Nach ihnen stehen allerdings die beiden Zustände des Epithels, der platte und der hohe (der ring- und der pfropfförmige), in directer Beziehung zum Secretionsprocess. Die platte Form der Zellen deutet den Erschöpfungszustand derselben an: die Zellen sind entladen, secretleer; die hohe Form entspricht dem geladenen, secretgefüllten Zustand. Bei der Verkleinerung der Drüse werden die Zellen höher, das Lumen enger, das Secret wird durch den Drüsengang ausgedrückt. Die Verkleinerung kann Folge der Muskelcontraction sein; die gleichzeitige Vergrösserung der Zellen ist aber nicht eine einfache Folge davon, sondern eine selbständige vitale Erscheinung der Zellen, durch den gleichen Reiz angeregt wie jene. Die Zellen füllen sich dabei gleichzeitig von aussen her (durch die Drüsenwand hindurch) mit neuer Ladung. Wenn dann der Reiz nachlässt, kehren die Zellen auf ihren früheren Zustand zurück, sie contrahiren sich und entleeren ihre Ladung in den Drüsenraum. Während der Dauer des Reizes werden also die Zellen geladen; nach dem Reize geben die Zellen ihre Ladung her, um damit den Drüsenraum zn füllen.

Biedermann betrachtet die inneren Structurveränderungen der Epithelzellen für die wichtigsten Erscheinungen, die mit der Secretion in Verbindung stehen; die Gestaltveränderungen der Zellen seien lediglich passiv,

Fig. 125.

Nickhautdrüsen vom Frosch, in zwei verschiedenen Zuständen, nach Biedermann.

a. Nickhautdrüse von R. esculenta frisch im Ruhezustand; zahlreiche, im vorderen Abschnitt dunkle Körnchen enthaltende Zellen.

b. Nickhautdrüse von R. temporaria frisch während lebhafter Secretion. Die dunklen Körnchen bilden nur einen schmalen Saum am Innenrande der Zellen, welche zum Theil helle, vacuolenähnliche Tropfen enthalten.

durch die Erweiterung oder Verkleinerung der ganzen Drüsen bedingt (wie auch Engelmann annahm). An den lebenden Drüsen frischer Nickhäute von *Rana esculenta* und *R. fusca* ergab sich eine weitgehende Uebereinstimmung mit den Vorgängen bei der Schleimsecretion der Zungendrüsen. Auch in den Nickhautdrüsen finden sich gewöhnlich, wie schon erwähnt, Zellen, die eine körnige, dem Lumen zugekehrte Innenzone und eine homogene, den Kern einschliessende Basalzone zeigen. Die Ausdehnung der Innenzone ist verschieden, ebenso wie die Zahl der Zellen, die sie zeigen. Die Körner sind von besonderer Bedeutung, sie sind als eine Vorstufe des Mucins aufzufassen und verschwinden weiterhin, indem sie sich in eine quellende, durchsichtige Substanz (Mucin) umwandeln, die in das Secret übergeht oder vielmehr dasselbe bildet. Das Mucin tritt in der Regel

zuerst in Form heller vacuolenähnlicher Tropfen auf, die entweder zusammenfliessen oder einzeln ausgeschieden werden (Fig. 125). Durch Pilocarpinvergiftung oder Reizung der Nerven lässt sich die Secretion beschleunigen.

Die letzten, ausführlichsten Untersuchungen stammen von Drasch (1889); sie sind ebenfalls an den frischen Nickhautdrüsen angestellt. Drasch kommt zu dem sehr wichtigen Ergebniss, dass Ab- und Zunahme des Drüsenumfanges und Form- und Volumänderung der Drüsenzellen zwei Factoren sind, die selbstständig neben einander hergehen. Alle Formveränderungen der Drüsen lassen sich dahin zusammenfassen, dass die ringförmigen Stadien (Drüsen mit niedrigem Epithel) in die Mittelstadien, und diese in das Pfropfstadium (hohes Epithel, Lumen ganz ausgefüllt) übergehen, oder umgekehrt, also das Drüsenlumen sich abwechselnd verkleinert oder vergrössert. Bei diesen Vorgängen sind gewöhnlich beide Factoren im Spiel: Ab- und Zunahme des Drüsenumfanges und selbständige Volumänderung der Drüsenzellen; bald können die Zellen für sich, bald die Membran für sich, bald beide zu gleicher Zeit erregt werden. (Doch spricht Drasch der Membran die muskuläre Natur ab.) In den Ring- und Mittelstadien sind spontane Veränderungen der Zellen das Primäre und Maassgebende, und die Membran (d. h. die Form der Gesammtdrüse) ist davon abhängig. So beobachtete Drasch denn auch, dass an einer Drüse die Anfangs niedrigen Zellen gegen das Lumen vordrangen, dieses verkleinerten, zugleich aber an Volumen zunahmen und dementsprechend die Membran passiv dehnten, so dass der Gesammtumfang grösser wurde. Damit ist dann in befriedigender Weise die Beobachtung von Stieda, Eberth und Leydig erklärt, dass die Drüsen mit hohen Cylinderzellen im Allgemeinen grösser sind als die mit dem platten Epithel (siehe S. 563).

Die Secretion der Drüsen ist nach Drasch eine continuirliche, sie erfolgt in allen Mittelstadien, ob sie lebhafte Formveränderungen zeigen oder nicht, ununterbrochen; nur in den Ring- und Pfropfstadien stockt sie. Unter allen Umständen ist aber die Secretion energischer, wenn die Drüsen fort und fort ihre Gestalt ändern. Die Secretion steigert sich, wenn die Zellen an Volum zunehmen, und wird geringer, wenn der Zellbelag an Höhe abnimmt. Die Volumszunahme und damit Vermehrung der Secretion kann durch Reizung des Sympathicus künstlich herbeigeführt werden. Die Volumzunahme muss auf einem Quellungsprocess beruhen, der sich so erklären lässt, dass, sobald die Zellen zur Thätigkeit angeregt werden, eine vis a tergo ihnen das nöthige Material zur Verarbeitung zuführt. Dieselbe Kraft wird auch zur Entfernung des Secretes aus den Zellen beitragen, wobei aber auch andere im Innern der Zelle wirkende Kräfte im Spiel sein mögen.

Ein Zusammenhang der Secretionsthätigkeit mit bestimmten morphologischen Veränderungen der Zellstructur ist vorläufig nicht nachweisbar: die Körnchen, auf die Biedermann Gewicht legt, haben nach Drasch Nichts mit dem Secretionsprocess zu thun und können nicht die Vorstufen des Secretes sein; sie müssen sonst irgend eine Bedeutung für das Zellenleben haben. Ebensowenig wie das Auftreten von Körnern beeinflusst das von Vacuolen die Secretion in irgend einer Weise; auch dieses hat Nichts mit der Secretion zu thun. Drasch sah auch nach Pilocarpininjection die von Biedermann beschriebenen Veränderungen nicht immer auftreten. Körner- und homogene Drüsen führen in gleicher Weise ihre Bewegungen aus und liefern quantitativ und qualitativ dasselbe Secret.

Die Drüsen stehen unter dem Einfluss des Nervensystems und können durch directe Nervenreizung oder reflectorisch erregt werden. An den Drüsen der

Nickhaut konnte Drasch einen verschiedenen Einfluss des Trigeminus und des Sympathicus feststellen: der Trigeminus bewirkt Contraction der Umhüllungsmembran der Drüse, der Sympathicus eine Volumzunahme der Zellen. Auch die ihres Nerveneinflusses vollständig beraubten Drüsen können noch durch eine Reihe der verschiedenartigsten Einwirkungen (elektrische, chemische, thermische Reize) in Contraction versetzt werden. Hierüber siehe Genaueres bei Engelmann, Stricker und Spina, Drasch.

Die gegebene Uebersicht lehrt, dass eigentlich auch nicht über einen einzigen Punkt der Schleimdrüsenfunction Einigkeit herrscht. Ist die Gestaltveränderung der Zellen eine selbständige oder steht sie in Abhängigkeit von der Gestaltveränderung der Drüse? — Sind Structurveränderungen der Epithelzellen bei der Secretion zu beobachten oder nicht? — Ist die Secretion continuirlich oder periodisch? — Welchen Einfluss hat dabei die umhüllende Membran der Drüse? — Wird das Ausstossen des Secretes durch die Muskelzellen bedingt? Auf alle diese Fragen lauten die Antworten der einzelnen Untersucher noch diametral entgegengesetzt. Bezüglich des letzten Punktes sei nur noch bemerkt, dass Seeck, der die muskuläre Natur der „Spindelzellen" leugnet, auch einen Antheil dieser Zellen an der Ausstossung des Secretes in Abrede stellt.

Maurer schreibt den glatten Muskelzellen, die in den verticalen Faserbündeln verlaufen, einen Einfluss auf die Entleerung der Drüsen zu; Tonkoff thut das Gleiche bezüglich der elastischen Fasern.

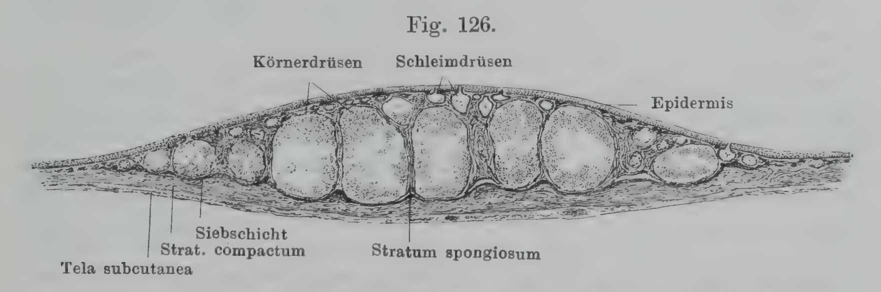
β. Körnerdrüsen.

β. Körnerdrüsen.

1. Epithel.

Ueber das Verhalten des Epithels in den Körnerdrüsen gehen die Angaben stark aus einander. In eigenen Präparaten von den Seitenwülsten von *Rana esculenta* finde ich eine sehr dünne, zarte, fein-

Fig. 126.



Querschnitt durch einen Seitenwulst der Rückenhaut von Rana esculenta (vergr. circa 20fach).

granulirte Protoplasmaschicht der Muscularis innen aufgelagert. In dieser Protoplasmaschicht liegen zahlreiche Kerne in eigenthümlich reihenförmiger Anordnung; innerhalb einer Reihe zum Theil so dicht an einander, dass sie sich geradezu berühren und von Zellgrenzen zwischen ihnen keine Rede sein kann. Namentlich Schnitte, die die Drüsenwandung tangential getroffen haben, bieten in Folge dieses Verhaltens höchst charakteristische und auffallende Bilder: geschlängelte

Kernreihen, die durch grössere Zwischenräume getrennt werden. Dass die *Tunica muscularis* an irgend einer Stelle ganz frei und entblösst von epithelialem Protoplasma liege, möchte ich nicht behaupten, allerdings ist die bedeckende Schicht manchmal — in den Zwischenräumen zwischen den Kernreihen — sehr dünn. Stellenweise lassen sich in der Protoplasmaschicht Zellgrenzen erkennen.

Den soeben geschilderten Befund haben auch andere Untersucher gehabt, so Stieda und Eberth; Leydig und Seeck schildern ein ganz entsprechendes Verhalten von den grossen Giftdrüsen in der Parotis von Bufo. Man ist wohl berechtigt, hier, wie es auch geschehen ist, von einem Syncytium zu sprechen. Dass die ganze Protoplasma-Auskleidung einer Körnerdrüse nur ein zusammenhängendes Syncytium bildet, ist mir aber, wenigstens für *Rana esculenta*, nicht wahrscheinlich.

Gegen das weite Drüsenlumen hin schliessen sich an die dünne Protoplasmalage die Secretmassen an, die aus rundlichen, stark lichtbrechenden Körnchen bestehen. Der herrschenden Auffassung zufolge sind diese Secretmassen aus der Umwandlung von Zellprotoplasma hervorgegangen, und die dünne Protoplasma-Tapete der Drüsenwandung würde somit den Rest nicht verwandelten Protoplasmas repräsentiren. Eine Andeutung von Scheidewänden, wodurch etwa noch ein Theil der Secretmasse zerlegt würde — zu Stücken, die einzelnen Zellen angehören —, habe ich auf Schnitten nie beobachtet.

Dagegen scheint die Untersuchung frischer Drüsen solche Scheidewände aufzuweisen. Engelmann, der Zerzupfungspräparate von solchen in Kochsalzlösung betrachtete, beschreibt die Auskleidungszellen als grosse kegel- oder cylinderförmige Becherzellen, deren dünne, aber wenigstens an den Seitenwänden deutliche Membran nach dem Drüsenlumen zu offen, und deren Höhle zum bei Weitem grössten Theil von Secretkörnchen eingenommen sei. Nur an der Basis liege eine kleine Protoplasmaschicht, die einen oder auch wohl zwei Kerne berge, und ferner ziehe von hier aus ein dünner Protoplasmabelag an der Wand der Becherzelle gegen das Drüsenlumen hin. Weitaus den grössten Theil des Zellinhaltes machen rundliche, stark lichtbrechende Körnchen aus, welche auch das Lumen der Drüse zu füllen pflegen. Der Schilderung von Engelmann schliesst sich Seeck, zum Theil wörtlich, an.

Die Darstellung von Junius weicht zunächst darin von denen anderer Beobachter ab, dass nach ihr in den Körnerdrüsen (bei *R. esculenta*) ein continuirlicher Epithelbelag überhaupt nicht vorhanden ist, sondern die Zellen entweder einzeln oder in Gruppen von zwei bis mehreren Zellen stehen, durch kleine Zwischenräume getrennt. Nur zuweilen kommen ganze Reihen dicht an einander gefügter Zellen zur Beobachtung, doch sind dann wenigstens die einzelnen Reihen durch weite Lücken von den Nachbarreihen getrennt. Nach der Form der Zellen unterscheidet Junius zwei Zustände. In dem einen, der dem weniger gefüllten Zustande der ganzen Drüse entspricht, erscheinen die Zellen im Ganzen prismatisch oder pyramidenförmig, doch gehen auf allen Seiten von ihnen

„Secretfäden" ab, die sich unter einander und mit denen der Nachbarzellen verbinden. Der Uebergang von Protoplasma zu Secret erfolgt so unmerklich, dass im Bilde die austretenden Secretfäden noch als Ausläufer des Protoplasmas erscheinen, und eine scharfe Grenze zwischen Protoplasma und Secret nicht zu ziehen ist. In dem stark gefüllten Zustand der Drüse sieht man keine derartigen Zellen mehr, sondern nur wandständige niedrige Protoplasmamassen von unregelmässiger Gestalt mit einem oder mehreren Kernen. Für die geschilderten Verschiedenheiten macht Junius den von den Secretmassen ausgeübten Druck verantwortlich.

Die Secretmassen finden sich im Lumen der Drüse, und in ihnen liegen auch zuweilen vollständige Drüsenzellen, die noch ziemlich regelmässig die charakteristische Form und die nach allen Seiten ausstrahlenden Secretfäden zeigen. Diese Zellen scheinen sich vollständig — mit ihrem Kern — im Secret aufzulösen. In sehr grosser Zahl fand Junius sie regelmässig in Drüsen, welche nach einmaliger kräftiger Reizung noch längere Zeit in Thätigkeit waren. Durch das Vorhandensein dieser Zellen im Lumen erklärt sich nach Junius die Unvollständigkeit des Epithelbelages der Drüsenwandung, wie sie für diese Drüsen charakteristisch ist. Die freien Zellen sind von der Drüsenwand losgelöste, zum Untergang bestimmte Elemente.

Die Körnerdrüsen, ihr Epithel und der Modus, nach dem in ihnen die Secretion erfolgt, sind somit noch recht mangelhaft bekannt und erfordern durchaus neue Untersuchung. Zu der Angabe von Junius, dass das Epithel unvollständig sei, und dass somit streckenweise die Muscularis frei zu Tage liege (eine Angabe, die auch P. Schultz für die Giftdrüsen der Kröten und Salamander macht) sei noch bemerkt, dass ein solches Verhalten an Auffälligkeit verlieren würde durch Berücksichtigung des Umstandes, dass die Muskelzellen, wie wohl allseitig angenommen, nur modificirte Epidermiszellen sind. Indessen wäre doch erst noch die Thatsache selbst als etwas Normales sicher zu stellen und die Möglichkeit auszuschliessen, dass die Entblössung der Muskelhaut künstlich durch die angewandten Reagentien geschaffen war.

2. *Tunica muscularis.*

Die *Tunica muscularis* der Körnerdrüsen ist gut entwickelt, dick und besteht aus einer einfachen geschlossenen Lage glatter Muskelzellen, die meridional um den Drüsenkörper herumgelegt sind. Die einzelnen spindelförmigen Muskelzellen sind verhältnissmässig sehr dick (Engelmann).

3. *Tunica fibrosa.*

Die *Tunica fibrosa* der Körnerdrüsen wird nach Engelmann von einigen besonders dichten Lagen fibrillären Bindegewebes gebildet, dessen einzelne Fasern sich vielfach unter ziemlich spitzen Winkeln kreuzen und sich direct in die Faserzüge des *Stratum spongiosum* des Coriums fortsetzen.

Gefässe und Nerven der Körnerdrüsen.

Gefässe und Nerven der Körnerdrüsen.

Die Körnerdrüsen werden in ihrer ganzen Länge von Blut- und Lymphcapillaren umsponnen (C. Langer; siehe den nächsten Abschnitt).

Auch von Nerven sind die Körnerdrüsen reichlich umgeben; die letzten Endigungen sind speciell für Rana aber noch nicht nachgewiesen. Wohl ist dies aber für die grossen Giftdrüsen in den sogenannten Parotiden von *Salamandra maculata* geschehen, die von sehr vielen Nerven umsponnen werden. Hier verfolgte Retzius (1892) die Nervenfasern bis unmittelbar an die Epithelzellen des Drüsenkörpers, also noch einwärts von der Muskelhaut. Die Nerven enden intercellulär; manche von ihnen konnten erst eine längere Strecke weit gegen das Drüsenlumen zwischen den Epithelzellen verfolgt werden, ehe sie frei endigten. Auch zwischen den Zellen der Drüsenausführungsgänge fand Retzius freie Nervenendigungen.

Die Abhängigkeit auch der Gift- oder Körnerdrüsen vom Nervensystem ist durch zahlreiche Reizversuche an verschiedenen Amphibien erwiesen.

Lebenserscheinungen der Körnerdrüsen.

Lebenserscheinungen der Körnerdrüsen.

Ueber die Lebenserscheinungen der Körnerdrüsen der Frösche ist, abgesehen von den erwähnten Angaben von Junius, so gut wie Nichts bekannt; dagegen liegen über die der Giftdrüsen von Kröten und Urodelen zahlreichere Beobachtungen vor, auf die hier verwiesen sei (Calmels, Schultz, Vollmer, Drasch).

An den Körnerdrüsen der Frösche selbst wurden aber noch gewisse Erscheinungen beobachtet, die auf regressive Vorgänge schliessen lassen. Junius fand diese Drüsen zuweilen zusammengefallen und fast ohne Secretinhalt, die Drüsenepithelien bis auf wenige verschwunden, die Zellen der stark entwickelten contractilen Hülle in Zerfall begriffen. Es scheint danach, dass von Zeit zu Zeit eine vollständige Atrophie aller Elemente des Drüsenkörpers stattfindet. Auf die Consequenzen, die Junius hieraus zieht, ist später einzugehen.

Dass die Lebensdauer der Epithelzellen der Körnerdrüsen eine beschränkte ist und fortwährend einige derselben absterben, geht aus den Beobachtungen, die an den Giftdrüsen der Kröten und Urodelen angestellt sind, ebenfalls hervor.

Für die Ausstossung des Secretes ergeben sich bei den Körnerdrüsen dieselben Schwierigkeiten wie bei den Schleimdrüsen. Von den meisten Seiten wird wohl eine Betheiligung der glatten Muskelzellen der Wandung dabei angenommen. Seeck, der das Vorhandensein solcher leugnet, glaubt statt dessen an eine Betheiligung der unter den Drüsen liegenden quergestreiften Muskulatur, besonders dann, wenn (wie bei den Parotiden der Salamander) das Gift im starken Strahl ausgespritzt werden kann. Leydig schliesst sich dieser Anschauung bezüglich des letzterwähnten concreten Falles an; für das ruhige Hervorquellen des Secretes auf die Hautoberfläche, wie es die Körnerdrüsen der Frösche zeigen, nimmt er eine Wirkung der glatten Muskeln an, die vielleicht auch durch die Contractionsfähigkeit der Secretionszellen selbst unterstützt werde.

Zur Kenntniss der glatten Muskelzellen an den Hautdrüsen der Frösche.

Zur Kenntniss der glatten Muskelzellen an den Hautdrüsen der Frösche.

Die Bewegungserscheinungen, die Ascherson 1840 an den Hautdrüsen lebender Frösche entdeckte, machten das Vorhandensein contractiler Elemente in der Drüsenwand schon wahrscheinlich. Wirklich beschrieben wurden solche Elemente zuerst 1849 von Eckhard, und zwar für die Hautdrüsen der Kröten; für die des Frosches sprach Eckhard ihr Vorhandensein wenigstens als Vermuthung aus. Aufgefunden wurden sie hier zuerst von Hensche (1856); zunächst jedoch

nur an den grossen Drüsen (von *Rana fusca*). Die Anwesenheit der Muskelzellen ist für Hensche auch ein Moment, die grossen Drüsen den anderen, kleineren (die der Muskellage entbehren) gegenüberzustellen. Der Mangel der Muskelzellen an den kleinen Drüsen ist dann weiter für ihn Veranlassung, nach contractilen Elementen in der Umgebung der Drüsen zu suchen, aus denen sich die Gestaltveränderungen der Drüsen selbst erklären würden. Er findet sie in den glatten Muskelzellen des Coriums. Wie Hensche, so fanden zunächst auch Leydig (1857) und Stieda (1865) die glatten Muskelzellen nur an den grossen Drüsen (Leydig an den grossen Seitendrüsen von *Rana fusca*, Stieda an den grossen „contractilen" Drüsen der Frösche überhaupt). Dass die glatten Muskelzellen allen Drüsen der Froschhaut zukommen, behauptete erst Ciaccio (1867), ihm schlossen sich Leydig (1868), Szczesny (1869) und, wenigstens für die Mehrzahl der Drüsen, auch Eberth (1869) an; nur an den Drüsen der Nick- und Schwimmhaut vermochte Eberth die Muskeln nicht zu finden. Dagegen machte Engelmann (1870) darauf aufmerksam, dass gerade an den Schwimmhautdrüsen Ascherson die Contractionen entdeckt habe, und schreibt seinerseits allen Körner- und Schleimdrüsen eine Muskelhülle zu. Ganz isolirt steht Seeck (1891) mit seiner Vorstellung, dass die spindelförmigen meridional angeordneten Elemente, die von den anderen Autoren als glatte Muskelzellen angesprochen werden, gar nicht Muskelzellen, sondern Ersatzzellen der Secretionszellen darstellen. Er nennt sie „Umhüllungszellen". Der letzte Untersucher, Junius, beschreibt wieder die Muskelhülle als ein allen Drüsen der Froschhaut zukommendes Merkmal, doch findet er sie an den kleineren oft unvollständig. Für die Nickhautdrüsen leugnet Drasch (1889) das Vorhandensein einer Muskelhülle, doch schreibt er der *Membrana propria* Contractionsfähigkeit zu. — Danach sind wohl Verschiedenheiten in der Stärke der Muskelhülle an den einzelnen Drüsen vorhanden, die Muskelhülle selbst ist aber für alle anzunehmen. Ueber ihre ektodermale Natur siehe den nächsten Abschnitt.

d) Entwickelung und Regeneration der Hautdrüsen.

d) Entwickelung und Regeneration der Hautdrüsen.

Nach Maurer treten die Drüsenanlagen am Ende der Larvenperiode auf und verbreiten sich während und unmittelbar nach der Metamorphose über den ganzen Körper. Sie bilden dabei nicht Reihen, sondern breite Fluren, die in paariger Anordnung vom Nacken anfangend nach dem Schwanz zu leicht convergirend verlaufen. Ihre Matrix bildet die basale Zelllage der zweischichtigen Epidermis; die Deckschicht geht glatt über sie hinweg. Jede Drüse entsteht als eine solide Zellwucherung, ein compactes Knötchen, dessen einzelne Elemente durch Vermehrung aus einer grossen basalen Epidermiszelle hervorgegangen sind und sich durch die Grösse der kugeligen Kerne auszeichnen. Anfangs ganz in der Epidermis gelegen, rückt der Zellcomplex durch Vermehrung der Zellen später in die Tiefe, wobei gleichzeitig sich das *Stratum spongiosum* des Coriums ausbildet, in das die Drüsenkörper eingelagert werden. Zugleich differenciren sich die Zellen der Drüsenanlage zu zwei Schichten: einer äusseren, der glatten Muskelzelllage, und einer inneren, der Epithellage. Im Innern entsteht das Lumen der Drüse, das Anfangs noch in sich geschlossen ist. Erst später, wenn nach Abstossung der obersten Zellschicht der Epidermis sich das *Stratum corneum* bildet, senkt sich dasselbe in den Ausführungsgang hinein, und die Drüse erhält so eine äussere Mündung. Ueber die Differencirung der Drüsen zu Schleim- und Körnerdrüsen ist bei Rana Nichts bekannt.

Dass die Muskelzellen der Hautdrüsen ihrer Herkunft nach umgewandelte

Epidermiszellen seien, ist bereits 1867 von Leydig ausgesprochen worden; ebenso betont auch schon Engelmann (1872), dass die Muskelzellen der reifen Drüsen histiogenetisch nichts Anderes als Epithelzellen sind. Diese Thatsache kann jetzt wohl als sicher gestellt gelten.

Ueber Regenerationsprocesse der Hautdrüsen beim Frosch fehlen genaue Untersuchungen bisher gänzlich. Die einzige hierher gehörige Bemerkung findet sich bei Engelmann. Danach kommen in der Haut, namentlich bei jungen Fröschen, Bildungen vor, die offenbar junge, in Entwickelung begriffene Schleimdrüsen sind: kurze, cylindrische, halbkugelige oder beinahe kugelige, scheinbar ganz solide Wucherungen der Epidermis in das Corium. Sie messen häufig nur 0,03 mm in der Länge und in der Quere. Die kleinsten dieser Bildungen bestehen aus Zellen, die klein und unter einander sehr ähnlich sind, während an den grösseren zwei Arten von Zellen unterscheidbar sind: äussere, grössere von länglicher Form (die zukünftigen Muskelzellen) und innere, kleinere (Epithelzellen). Ueber den grösseren dieser Drüsenanlagen bemerkt man in der Epidermis auch bereits deutlich die Anlage eines Ausführungsganges.

Dass überhaupt Regenerationsprocesse, und zwar Neubildungen ganzer Drüsen, zu erwarten sind, geht aus den Beobachtungen bei Urodelen (Salamandern und Tritonen), wo alle diese Dinge bereits viel besser bekannt sind, hervor. Hier hat M. Heidenhain Drüsenknospen entdeckt, die in engster topographischer Beziehung zu ausgebildeten Giftdrüsen stehen und die, wie auch spätere Untersucher (Nicoglu, Vollmer) bestätigt haben, bestimmt sind, an Stelle der alten, dem Untergang verfallenden Drüse zu treten. Diese Knospen bilden sich da, wo der Drüsenkörper in den Ausführungsgang übergeht, und schieben sich von hier aus weiterwachsend zwischen Epithel und Muskellage der alten Drüse vor. Nach Vollmer wäre das *Stratum germinativum* der Epidermis in der Nähe des Ausführungsganges der Mutterboden, von dem diese Wucherung ausgeht. Aus der Drüsenknospe geht sowohl eine neue Epithel- wie eine neue Muskellage hervor: die Drüsen regeneriren sich also in toto. Dabei ist besonders bemerkenswerth die schon oben (S. 550) erwähnte Thatsache, dass aus der jungen Drüsenknospe nicht nothwendiger Weise wieder eine Giftdrüse zu werden braucht, sondern auch eine Schleimdrüse werden kann.

Jedenfalls geht aus diesen Untersuchungen hervor, dass nicht die einzelne secernirende Zelle regenerirt wird, sondern die ganze Drüse.

Für die Frösche fehlen, wie gesagt, die entsprechenden Beobachtungen. Junius, der besonders auf diese Verhältnisse geachtet hat, konnte nur feststellen, dass regressive Stadien in den einzelnen Drüsen vorkommen, vermochte dagegen einwandfreie Beobachtungen über regenerative Vorgänge bisher nicht zu machen. Dafür, dass auch beim Frosch eine Regeneration der ganzen Drüse innerhalb eines verödeten Drüsenbalges stattfindet, war ein Anhalt nicht zu finden; wahrscheinlich ist es, dass an Stelle der zu Grunde gehenden Drüse sich an einer benachbarten Stelle eine ganz neue nach dem Typus der embryonalen Bildung anlegt, d. h. aus einer Wucherung der Epidermiszellen. Die früheren Engelmann'schen Beobachtungen sprechen in gleichem Sinne.

e) Die Eintheilung der alveolären Drüsen der Froschhaut.

e) Die Eintheilung der alveolären Drüsen der Froschhaut.

Ascherson, der 1840 die Hautdrüsen des Frosches zuerst genauer studirte und beschrieb, nahm eine Eintheilung derselben in besondere Gruppen nicht vor, doch unterschied er schon kleine runde und grössere ovale Drüsen und erkannte bestimmte Gegenden der Haut als Lieblingsstelle der letzteren. Eine wirkliche

Eintheilung erfolgte erst durch Hensche (1856), der bei *Rana temporaria* drei Arten von Drüsen unterschied:

1. Die grossen Drüsen, die zugleich durch ihre Lage, ihren Inhalt und besonders durch den Besitz einer Muskelhaut von 2., den kleinen Drüsen, unterschieden sind; und 3. die Drüsen des Daumenballens beim Froschmännchen. Eine Eintheilung in grosse und kleine Drüsen nahm auch Leydig (1857) an, der auch die Drüsen der männlichen Daumenschwiele den grossen Drüsen zuzählt. Auch Stieda betont die Berechtigung der Hensche-schen Eintheilung; doch unterscheidet er unter den „kleinen" Drüsen Hensche's noch zwei Arten: helle und dunkle. Die „grossen" Drüsen Hensche's bezeichnet er auf Grund der Anwesenheit einer Muskelhülle in ihnen als contractile Drüsen. Ciaccio (1867) räumt bei *Rana esculenta* nur den Drüsen der männlichen Daumenschwiele eine Sonderstellung ein (Drüsen mit Cylinderepithel) und fasst alle übrigen in eine zweite grosse Abtheilung (Drüsen mit niedrigem Epithel) zusammen, deren einzelne Glieder im Wesentlichen den gleichen Bau besitzen und nur durch die Grösse unterschieden seien (grosse, mittlere, kleine und ganz kleine). Auch Szczesny nimmt nur eine Form der Hautdrüsen an und hält die „grossen" Drüsen Hensche's für pathologische Formen, entstanden durch Verstopfung des Ausführungsganges und Zerfall des Epithels. Die Ursache beider Erscheinungen seien Parasiten (Nematoden), von denen regelmässig wenigstens ein Exemplar in jeder grossen Drüse vorhanden sei. Diesen Anschauungen gegenüber hält Eberth (1869) wieder an einer Verschiedenheit der einzelnen Drüsenformen fest, und unterscheidet 1. kleine dunkle, 2. mittelgrosse helle und 3. grosse dunkle Drüsen. Die am meisten angenommene Eintheilung der Hautdrüsen (abgesehen von den Daumenballendrüsen des Männchens) ist die von Engelmann (1872) in Körnerdrüsen und Schleimdrüsen. Die Körnerdrüsen sind identisch mit den grossen Drüsen Hensche's, den contractilen Drüsen Stieda's und den grossen dunklen Drüsen Eberth's; die Gruppe der Schleimdrüsen umfasst die dunklen und die hellen Drüsen Stieda's, sowie die kleinen dunklen und die mittelgrossen hellen Drüsen Eberth's. Nach Engelmann sind die dunklen Drüsen von Stieda und die kleinen dunklen Drüsen von Eberth nichts Anderes als contrahirte Schleimdrüsen, die hellen Drüsen von Stieda und die mittelgrossen hellen von Eberth dagegen ausgedehnte Schleimdrüsen. Es wurde schon oben (S. 560) bemerkt, dass diese Deutung wohl nicht ganz zutreffend sein kann, da gerade die „dunklen" Drüsen Stieda's den Epithelcharakter zeigen, den Engelmann den ausgedehnten Schleimdrüsen zuschreibt, während der Epithelcharakter in den „hellen" Drüsen von Stieda identisch ist mit dem, den Engelmann aus den contrahirten Drüsen beschreibt. Der Eintheilung von Engelmann schliesst sich Seeck (1891) an.

Eine Eintheilung der Hautdrüsen des Frosches in drei Formen: seröse, Schleim- und Giftdrüsen hat Ranvier (1887) gegeben; die Drüsen der Nickhaut sollen ausschliesslich seröse sein. Leider kann ich diese Angabe nur der Arbeit von Nicoglu entnehmen, da mir Ranvier's Arbeit nicht zugänglich ist.

Den verschiedenen Unterscheidungsmomenten trug auch Leydig Rechnung, indem er (1876) vier Arten von Drüsen aus einander hielt: a) kleine Drüsen von rundlicher Gestalt, b) grössere Drüsen von rundlicher Gestalt, c) ganz grosse Drüsen, d) schlauchförmige Drüsen (letztere kommen nur an bestimmten Stellen der Hand- und Fussfläche vor; zu ihnen gehören die Drüsen der Daumenschwiele des Männchens).

Gegenüber der Auffassung, dass Schleim- und Körnerdrüsen specifisch diffe-

rente Arten von Drüsen sind, wird nun von einigen Seiten die andere Vorstellung vertreten, dass es sich dabei nur um verschiedene Phasen oder Zustände einer und derselben Drüsenform handele. Schon Szczesny hatte, wie bemerkt, die Körnerdrüsen für pathologisch veränderte Schleimdrüsen gehalten. Als normale Phasen einer und derselben Drüsenart fasst Leydig (1892) die beiden Formen auf. Allerdings ist Leydig dabei ein Irrthum untergelaufen. Er berichtet: „die Neueren pflegen seit den Untersuchungeu von Engelmann die Hautdrüsen der Batrachier in zwei Gruppen zu scheiden, in solche von hellem und in solche von dunklem Aussehen. Die ersteren nennen sie Schleimdrüsen, die zweiten Körner- und Giftdrüsen", und betont weiterhin, dass eine und dieselbe Drüse zu verschiedenen Zeiten entweder den Charakter einer hellen (Schleim-) oder den einer dunklen (Körner-) Drüse zeigen könne. Die Wiedergabe der Ansicht der „Neueren" ist aber nicht correct, denn schon Engelmann selbst subsummirt die von Stieda und Eberth als dunkle und helle Drüsen bezeichneten Formen unter die Schleimdrüsen, und spätere Beobachter haben in Bestätigung Engelmann'scher Angaben zwei Zustände der Schleimdrüsenzellen nachgewiesen: den dunklen, körnigen und den hellen, mehr homogenen (Biedermann, Drasch). Es können also auch die Schleimdrüsen gelegentlich Drüsen mit sehr körnerreichen Zellen sein, ohne dadurch identisch zu werden mit den Drüsen, die speciell „Körnerdrüsen" heissen. Die Formen, die Engelmann mit dem Eigennamen „Körnerdrüsen" belegt, sind eben nicht nur und nicht einmal hauptsächlich durch die Körner ausgezeichnet, sondern durch eine ganze Anzahl verschiedener Eigenschaften.

Zu der Anschauung, dass nur eine Art von Hautdrüsen in der Froschhaut anzunehmen sei, gelangt auch Junius (1896). Nach ihm sind die einzelnen Drüsenformen Stadien einer und derselben Drüsenkategorie: die kleineren entsprechen den Jugendformen, die grossen (d. h. in der Hauptsache die Körnerdrüsen) den Altersformen. Zu Gunsten dieser Auffassung führt Junius die Erscheinungen der regressiven Metamorphose an, die er an den Körnerdrüsen beobachtet hat (S. 568).

Die gleichen Differenzen der Anschauungen ergeben sich für die Hautdrüsen der übrigen Amphibien. Auch bei den Kröten, sowie bei den Salamandriden und Apoden sind zwei Arten von alveolären Hautdrüsen zu unterscheiden, die den Schleim- und den Körnerdrüsen der Frösche entsprechen. Angaben über Vorkommen, Aussehen und Bau dieser Drüsen finden sich besonders bei Leydig (1857, 1876), Calmels (1883), P. Schultz (1889), Seeck (1891), M. Heidenhain und Nicoglu (1893), Vollmer (1893), Drasch (1894), Weiss (1899) u. A. Den Körnerdrüsen der Frösche entsprechen, wie schon Engelmann in Uebereinstimmung mit Leydig erklärte, die Gift- oder Seitendrüsen der Kröten, die Ohrdrüsen (Parotiden) und Seitendrüsen der Salamander und Tritonen, sowie die grossen Hautdrüsen der Coecilia. „Das milchsaftähnliche Secret aller dieser Drüsen scheint giftige Eigenschaften zu haben." Die Unterscheidung von zwei Arten von Drüsen, Schleim- und Giftdrüsen, als anatomisch, physiologisch und entwickelungsgeschichtlich (P. Schultz) verschiedener Gebilde wird auch hier von den meisten Forschern angenommen, so besonders auch neuerdings von Heidenhain und Nicoglu.

Thatsächlich sind auch die Verschiedenheiten der Grösse, des Epithelcharakters und des Secretes so beträchtlich, dass man wohl beide Drüsenformen als specifisch differencirte Formen auffassen muss. Jedenfalls berechtigt Nichts dazu, den Körner- oder Giftdrüsenzustand einfach als in den regelmässigen Ent-

wickelungscyclus einer jeden Hautdrüse — sei es als Alters-, sei es als Functionszustand — hinein gehörig zu betrachten. Dagegen spricht doch auch schon die Thatsache, dass an gewissen Stellen des Körpers stets sehr zahlreiche Körnerdrüsen vorhanden sind, während sie an anderen immer sehr spärlich bleiben oder ganz fehlen.

Dass trotzdem zwischen beiden Formen ein nahes Verwandtschaftsverhältniss besteht, ist allerdings wohl zweifellos. Dafür sprechen neben den gleichen Grundzügen des Baues auch die Erfahrungen M. Heidenhain's und Nicoglu's bezüglich der Regeneration der Drüsen bei Triton (siehe S. 570). Auch ist von Bugnion (1873) festgestellt worden, dass bei Proteus nur eine einzige Art von Hautdrüsen vorhanden sei, die den Schleimdrüsen entsprechen. Leydig drückt das so aus, dass bei Proteus „der Zustand gar nicht eintritt, dass „Körnerdrüsen" entstehen, sondern alle Hautdrüsen hell bleiben", und scheint das als zu Gunsten einer Phasentheorie sprechend aufzufassen. Thatsächlich spricht es aber mehr zu Gunsten der Specifität beider Drüsenformen. Denn wenn die Körnerdrüsen wirklich nur Secretionsphasen oder Altersformen der Schleimdrüsen darstellen, so ist durchaus nicht einzusehen, warum sie sich nicht auch bei Proteus finden sollten. Das Verhalten bei Proteus, wo nur eine Art Drüsen vorkommt, kann aber wohl so gedeutet werden, dass Schleimdrüsen wie Körnerdrüsen sich phylogenetisch von der gleichen Drüsenform aus entwickelt haben, und dass die Schleimdrüsen den ursprünglichen Zustand noch unverändert repräsentiren, während die Körnerdrüsen sich von ihm weiter entfernten, indem sie gewisse besondere Merkmale und Fähigkeiten erlangten. Recht wohl möglich ist dabei, dass das Verhalten bei Proteus nicht ein primitives, sondern ein secundär vereinfachtes darstellt: dass, wie Nicoglu annimmt, Proteus die Giftdrüsen (die sonst, soweit bekannt, allen Urodelen zukommen) wieder verloren hat, da er durch die Orte, an denen er lebt, mehr als irgend einer seiner Verwandten vor Verfolgung geschützt ist.

Wie dem aber auch sei, jedenfalls sind zwei Fragen scharf aus einander zu halten. Die eine ist die, ob Schleim- und Körnerdrüsen zwei morphologisch völlig verschiedene Drüsenformen darstellen, etwa wie die Talg- und die Knäueldrüsen der Säuger, oder ob sie nur specielle Formen einer und derselben Gruppe von drüsigen Bildungen sind. Diese Frage muss wohl dahin beantwortet werden, dass beide Drüsenarten nur Modificationen eines und desselben Typus darstellen. Eine ganz andere Frage ist die, ob beim einzelnen Thier sich noch eine Schleimdrüse in eine Giftdrüse umwandelt, oder gar, ob die „Giftdrüse" nur ein reguläres Alters- oder Functionsstadium einer jeden „Schleimdrüse" sei. Darauf muss die Antwort wohl verneinend ausfallen.

Aehnliche Verhältnisse finden sich ja auch bei den Säugern, wo sowohl die von den Hautdrüsen der Amphibien ableitbaren Knäueldrüsen, wie auch die neu hinzugekommenen Talgdrüsen mannigfache specielle Modificationen erfahren, wodurch zwar nicht ganz neue Drüsentypen, aber doch so weit specifische Formen gebildet werden, dass sie nicht einfach als „Phasen" oder „Stadien" aus jeder beliebigen Drüse der Mutterform entstehen können.

C. Gefässe der Haut.

C. Gefässe der Haut.

a) Blutgefässe der Haut.

Bezüglich der Blutversorgung der Haut ist zunächst noch einmal daran zu erinnern, dass ein Theil der Haut Blut durch einen Ast der *A. pulmo-cutanea*, die *A. cutanea magna*, erhält, die hochvenöses Blut führt. Es hängt dies mit der respiratorischen Function der Froschhaut zusammen.

Die zu der Haut tretenden Arterienäste, die meist in den Septis zwischen den subcutanen Lymphsäcken verlaufen oder diese frei, aber von Endothelscheiden bekleidet, durchsetzen, gelangen zunächst in die als *Tela subcutanea* bezeichnete Bindegewebslage, woselbst sie sich verzweigen. Aus den Verzweigungen gehen zwei Capillarnetze hervor: ein subcutanes in der *Tela subcutanea* und ein subepidermales im *Stratum spongiosum* des Coriums. Beide stehen durch Gefässe, die in den perforirenden Bündeln verlaufen, unter einander in Verbindung. Das feste lamellöse *Stratum compactum* des Coriums besitzt keine eigenen Gefässe.

Das subcutane Gefässnetz (*Rete subcutaneum*) breitet sich flächenhaft in dem subcutanen Gewebe aus. Es besteht aus feinen Gefässchen; seine Maschen sind viel grösser als die des subepidermalen Netzes, und wenn es auch an manchen Stellen ziemlich dicht wird, wie z. B. am Knie, so erreicht es doch nicht jene Compactheit, die das oberflächliche Netz besitzt. Besondere morphologische Beziehungen in der Anordnung dieser Capillaren zu irgend einem Gewebe finden sich keine. Physiologisch steht es wohl in einer Beziehung zu den subcutanen Lymphräumen.

Die vorcapillaren Arterienstämmchen werden, nach Langer, beinahe während ihres ganzen Verlaufes von kleinen Blutgefässen begleitet, die sich dadurch, dass sie Capillaren des subcutanen Gefässnetzes aufnehmen, als Venenwurzeln darstellen und auch im weiteren Verlaufe in ein grösseres venöses Gefässchen einmünden. Andere Venenwurzeln laufen Anfangs isolirt, lehnen sich aber dann später ebenfalls an eine Arterie an. Venen und Arterien können sich dann aufs Neue von einander trennen; wenn sie aber endlich bereits grosse Stämmchen darstellen, so gehen sie allemal wieder zusammen, um, von den Septis zwischen den Lymphräumen geleitet, sich den in der Tiefe verlaufenden Hauptästen anzuschliessen. Da die Nerven meistens mit den Arterien gehen, so bilden diese *Vasa comitantia* zugleich die *Vasa nervorum*.

Von den vorcapillaren Arterien- und Venenstämmchen gehen Zweige ab, die innerhalb der das *Stratum compactum* des Coriums durchsetzenden senkrechten Faserbündel aufsteigen und so zum *Stratum spongiosum* gelangen. (Die Venen leiten das Blut natürlich in umgekehrter Richtung von der Oberfläche nach der Tiefe.) Langer ist zu der Ansicht gekommen, dass bei diesem Uebertritte Arterien und Venen nicht beisammen sind; wenigstens sah er niemals zwei zusammengehende Gefässe von unten her in das Corium eindringen. Das ober-

flächliche Gefässnetz (*Rete subepidermale*), zu dem die geschilderten Gefässchen in Beziehung treten, breitet sich flächenhaft unter der Epidermis aus und nimmt in seine Maschen die Drüsen auf. Es wird von einem Netze von dunkel gefärbten Chromatophoren begleitet.

Eine Ausnahme von der flächenförmigen Anordnung des oberflächlichen Blutgefässnetzes findet sich nach Langer an allen den Stellen der Haut, wo die grossen Drüsen eingelagert sind, wie z. B. in der Oberlippe. Daselbst lösen sich die aufsteigenden Gefässchen schon beim Eintritte in die Drüsenschicht in kleine Capillaren auf, die während ihres Ganges zur Oberfläche die Drüsenbälge in der Form von anastomosirenden Reifen locker umspannen. Eine andere Ausnahme findet sich in der Daumenschwiele des Männchen (siehe später).

Ein eigenthümliches Verhalten der Blutgefässe fand Langer in dem *Septum glutaeale profundum*, das den *Saccus iliacus* vom *Saccus femoralis* trennt (Th. II, S. 466, und Fig. 135 auf S. 455), eine ganze Kette von kleinen Wundernetzen, welche sich an die daselbst zur Haut ziehenden Gefässe reihen und längs derselben herab bis zum hinteren Lymphherzen fortziehen. Einige derselben, die dem unbewaffneten Auge wie Pünktchen erscheinen, sind wahre Gefässknäuel, indem sie von Gefässchen erzeugt werden, die in rascher Folge aus der Arterie ihren Ursprung nehmen und sich vielfach durch einander winden. Ein anderes, namentlich ein grösseres, schon ganz am Lymphherzen liegendes, ist ein nach der Fläche ausgebreitetes Wundernetz. Langer glaubt, dass eine nahe Beziehung dieser Knäuel zum Lymphgefässsystem besteht.

b) Lymphgefässe der Haut.

Auch die Lymphgefässe der Haut wurden von C. Langer für verschiedene Partieen durch Injection von den subcutanen grossen Lymphräumen aus dargestellt. Es ergab sich, dass wie das Blutgefässsystem, so auch das Lymphgefässsystem reichlich im Corium vertreten ist, und zwar in ähnlicher Anordnung. Es findet sich also ein subepidermales Lymphgefässnetz, von dem Abflusscanäle durch die verticalen Faserzüge hindurch zu den subcutanen Lymphräumen treten. In der Schicht der wagerechten Coriumfasern sind sonst keine Lymphgefässe vorhanden.

Die Maschen des subepidermalen Lymphgefässnetzes umgreifen die Drüsen; in den Zwischenräumen zwischen denselben verstricken sich die Gefässchen zu engeren Maschen. Die Röhren sind meistens stärker im Caliber als die Blutcapillaren. Das Lymphgefässnetz liegt tiefer als das Netz der Blutcapillaren und verzweigt sich ganz unabhängig von demselben. Abhängig ist es nur von der Vertheilung der Drüsen, und demnach ist es auch an verschiedenen Orten etwas verschieden gestaltet. So werden die grossen Drüsen der Oberlippe in ihrer ganzen Länge von Lymphcapillaren umstrickt. (Mit der Darstellung von Langer stimmt eine neuere von Ranvier durchaus überein.)

D. Die Nerven der Haut.

D. Die Nerven der Haut.

Die meisten Nerven, die zur Haut treten, verlaufen bekanntlich innerhalb der *Septa intersaccularia* oder in besonderen Lymphscheiden

eingeschlossen durch die subcutanen Lymphräume hindurch. Im subcutanen Gewebe bilden sie zunächst einen tiefen Plexus (*Plexus nervorum interior seu profundus*, Czermak), von dem aus dann sehr viele kleinere und grössere Aestchen, selbst einzelne Fasern (markhaltige und marklose) abgehen, die innerhalb der durchbohrenden Faserbündel das *Stratum compactum* des Coriums durchsetzen, so in das *Stratum spongiosum* gelangen und hier zwischen den Drüsen einen zweiten, oberflächlichen, Plexus (*Plexus nervorum superficialis*, Czermak) bilden.

Die aus dem Plexus hervorgehenden Endäste gelangen zu den Drüsen, glatten Muskelbündeln, Gefässen, Pigmentzellen, zu Tastzellen und in die Epidermis. Sie sind somit ihrer Natur nach theils motorisch, theils sensibel.

Die Form der Plexus hat speciellere Untersuchung bisher hauptsächlich für die Rückenhaut gefunden (Czermak, Stieda, Ehrmann, Nussbaum und seine Schüler Ottendorf und Kühn). Im Uebrigen haben Ciaccio sowie Eberth sehr eingehend über das Verhalten der Nerven in der Froschhaut gehandelt.

Der tiefe, subcutane, Plexus der Rückenhaut kommt nach Czermak's schönen Untersuchungen dadurch zu Stande, dass die Nervenstämmchen, die zur Haut treten, sich dichotomisch in untergeordnete Aestchen theilen, die sich wieder mehrfach verzweigen und mit den Verzweigungen der Aeste benachbarter Stämmchen zu polyedrischen, an verschiedenen Hautstellen verschieden gestalteten Maschen zusammenlegen, so dass ein grosses ununterbrochenes Nervennetz entsteht. Innerhalb der einzelnen Bündelchen des Maschennetzes finden vielfach dichotomische Theilungen einer einzelnen Nervenfaser statt, wobei entweder beide Theiläste von gleicher Stärke sind, oder der eine viel stärker ist als der andere, so dass er gewissermaassen die Fortsetzung der Stammfaser bildet, die nur einen Ast abgegeben hat. An den entstandenen Aesten kann sich die dichotomische Theilung wiederholen. In den meisten Fällen sah Czermak die Theiläste in die perforirenden Bündel eintreten und in diesen aufsteigen.

Nach Ottendorf ist das Grundschema der Nervenvertheilung in der Rückenhaut das, dass jeder hinzutretende Nerv sich nach seinem Eintritt in die Haut (manchmal schon vorher) in einen medialen, einen lateralen, einen cranialen und einen caudalen Ast theilt. Im weiteren Verlauf der Nerven herrscht die dichotomische Theilung vor, doch finden sich vielfach auch drei- oder vierfache Theilungen. Die Nerven bilden einen reichen Plexus in der Art, dass nicht nur die Aeste desselben, sondern auch die benachbarter Nerven und sogar die der einen Seite mit denen der anderen Seite anastomosiren. Die Mittellinie bildet also, wie Nussbaum zuerst zeigte, kein Hinderniss für den Verlauf der Nervenfasern; vielmehr findet ein Ueberschreiten derselben statt, und der Faseraustausch über die Mittellinie hinüber ist eher reichlicher als zwischen den Nervenstämmen derselben Seite. Ottendorf bestätigt auch die Beobachtung Czermak's, dass einzelne Fasern sich T- oder Y-förmig theilen, und dass dieselbe Faser sich wiederholt theilen kann. So liess sich in einem Falle feststellen, dass aus einer Nervenfaser durch Theilung zehn Fasern hervorgingen. Diese einzige Faser versorgte mit ihren Theilästen ein Gebiet von etwa 2 Quadratmillimetern. Durch

die Plexusbildung wird erreicht, dass dieselbe Stelle der Haut nicht nur von dem zunächst liegenden, sondern auch von entfernteren Nervenstämmen versorgt wird, und zwar nicht bloss von den cranial und caudal gelegenen Aesten aus, sondern auch mit grosser Häufigkeit über die Mittellinie hinüber. — Die Untersuchungen Ottendorf's sind von A. Kühn bestätigt und weiter geführt worden, besonders bezüglich des speciellen Verlaufes und Verbreitungsgebietes einzelner Nervenfasern. Wiedergabe einzelner Resultate ist in Kürze nicht gut möglich; erwähnt sei, dass auch Kühn die schon von Czermak gesehenen wiederholten Theilungen einer und derselben Nervenfaser vielfach bestätigt sah, und neben den nicht seltenen dichotomischen Theilungen einer Nervenfaser sogar Theilungen in drei Aeste beobachtet hat.

Der oberflächliche Plexus breitet sich, wie bemerkt, zwischen den Drüsen aus. Genauere Angaben über ihn, wie auch über die aufsteigenden Fasern macht Ehrmann (1881), und zwar auch für die Rückenhaut von *Rana esculenta*. Danach verlieren die aus dem subcutanen Plexus aufsteigenden Fasern ihr Mark entweder schon im subcutanen Gewebe, oder erst in den senkrechten Faserbündeln oder noch weiter oben. Ihr Schicksal ist ein vierfaches. Eine Anzahl Fasern zweigt sich von den vertical aufsteigenden nahezu in einem rechten Winkel ab und bildet in der Schicht der wagerechten Fasern ein reiches feinästiges Netz mit rechteckigen Maschenräumen und schönen kernhaltigen Anschwellungen, meist an den Knotenpunkten. Die weiter aufsteigenden Nervenfasern bilden theils ein Geflecht um die Drüsen, theils treten sie durch die homogene Grenzlamelle des Coriums in die Epidermis. Die Fasern der letzten Kategorie endlich gehen zu den Pigmentzellen, an denen sie endigen.

Fasern, die aus diesem oberflächlichen Plexus zu den Drüsen gelangen, wurden schon von Ciaccio, Eberth, Engelmann beobachtet; Retzius, sowie Eberth und Bunge bestätigen sie.

Ueber die Nervenfasern der Pigmentzellen wurde schon Seite 512 das Nöthige gesagt.

Die Nervenfasern, die zu den glatten Muskeln in den perforirenden Faserbündeln gelangen, stammen nach Eberth grösstentheils aus dem Netz feiner blasser Fäserchen des Unterhautgewebes, zum Theil aus den schmalen Bündeln markloser Fasern, welche dieses Netz versorgen, und steigen in Bündeln vereint nach oben, um sich in Fäserchen aufzulösen, von denen je eines an das untere fadenförmige Ende einer Muskelzelle tritt.

Nerven für die Blutgefässe beobachteten Ciaccio sowie Eberth.

Dass thatsächlich Nerven in die Epidermis eindringen und hier endigen, ist von Ditlevsen, Merkel, Retzius, Eberth und Bunge sichergestellt und wird im Capitel Sinnesorgane behandelt werden.

Schliesslich sind noch einige andere Endigungsweisen der Hautnerven beschrieben worden: eine freie Endigung dicht unter der Epidermis in den Papillen, die über den perforirenden Bündeln liegen (Stieda), Endigungen an Tastzellen im Corium (Merkel), Verbindung mit sogenannten Terminalzellen, deren periphere Ausläufer frei in der Epidermis endigen (Eberth und Bunge). Auf diese verschiedenen Endigungsweisen wird ebenfalls später eingegangen werden.

7. Bau einiger besonders modificirter Partien der Haut.

7. Bau einiger besonders modificirter Partien der Haut.

Von den auf Seite 450 erwähnten besonders modificirten Hautpartien sind hier nur die an den Extremitäten ihrem Bau nach zu besprechen; die übrigen finden an anderen Stellen Behandlung. Es kommen also hier zur Schilderung: die *Tori articulares*, die (nur zur Brunstzeit ausgebildete) Daumenschwiele des Männchens, der Fersenhöcker, die Schwimmhaut. Vorauszuschicken sind einige Angaben über die Haut an den Diaphysen und den Endgliedern der Finger und Zehen.

1. Haut der Finger und Zehen im Allgemeinen.

1. Haut der Finger und Zehen im Allgemeinen.

Die Haut der Finger und Zehen zeigt einige erwähnenswerthe Besonderheiten. In höherem Maasse ist das der Fall an den Fingern, die circulär von der Haut umgeben werden; weniger an den Zehen, die nur als festere Stäbe zwischen die beiden Lamellen der flächenhaft ausgebreiteten Schwimmhaut eingefügt sind.

An der Volar- wie an der Dorsalseite der Finger und Zehen wird die Haut durch Lymphsäcke (*Sacci digitales dorsales* und *S. d. volares* und *plantares*, siehe Theil II, S. 479, 481, 494) von der Unterlage abgehoben, erst an den Endgliedern ist sie dem Knochen allseitig angeheftet. Der dorsale und der volare, resp. plantare Lymphsack werden von einander durch *Septa marginalia digitorum*, ein radiales (*tibiales*) und ein ulnares (*fibulares*) von einander getrennt (Theil II, S. 479 und 488). In der Septis verlaufen Gefässe und Nerven.

Die Epidermis ist besonders an den Fingern sehr dick, an der Volarseite dicker als an der Dorsalseite. Die Zellen der untersten Lage sind sehr hoch und schmal, ihre basalen Enden mit deutlichen zahlreichen, oft langen Spitzen versehen, die zwischen schmale Erhebungen des Coriums eingreifen.

Die Grenze zwischen Epidermis und Corium bildet daher keine scharfe gerade Linie, sondern ist unregelmässig zackig. Vielfach bildet diese Grenzlinie auch grössere wellige Erhebungen, die vielleicht von dem augenblicklichen Dehnungszustande der Haut abhängig sind. Die Zellen der mittleren Epidermisschichten sind gross, von unten nach oben hin immer mehr polyedrisch, die obersten abgeflacht. Die Trennungszonen zwischen den Zellen sind breit, die Intercellularbrücken deutlich. Das *Stratum corneum* besteht aus einer verhornten Zelllage; stellenweise sind deren zwei vorhanden: dies sind wohl Partien der Haut, die dicht vor der Häutung stehen.

Das Corium und das subcutane Gewebe sowie die Drüsen zeigen dorsal und volar einige Unterschiede. Dorsal sind (abgesehen von dem Fingerende) die Verhältnisse meist nur wenig verschieden von denen an anderen Körpertheilen.

Dicht unter der Epidermis folgt eine etwas festere Grenzlamelle, dann das *Stratum spongiosum* mit den Drüsen, darauf das *Stratum compactum*, das von perforirenden Bündeln durchsetzt wird, und schliesslich eine schmale, aber an elastischen Elementen sehr reiche Lage subcutanen Gewebes, die den dorsalen Fingerlymphsack begrenzt. Die Drüsen zeigen nichts principiell Abweichendes; stellenweise (an den Gelenken) stehen sie etwas spärlicher. Ihre Ausführungsgänge sind durchschnittlich vielleicht etwas länger als an der Rumpfhaut, so dass ein etwas grösserer Gangabschnitt im Corium liegt. Die Muskelhülle ist oft sehr dick. Neben den an Zahl überwiegenden Schleimdrüsen kommen einzelne Körnerdrüsen vor.

An der Volarseite sind die Modificationen beträchtlicher. Der bindegewebige Antheil der Haut in der Mittellinie des Fingers ist besonders verdünnt, so dass hier die typische Schichtung verwischt ist. Dicht unter der Epidermis (wo anderwärts nur eine schmale feste Grenzlamelle liegt) folgt hier ein kräftiges Lager von dicken longitudinal verlaufenden Bindegewebsbündeln, darunter ein mehr lockeres feinfaseriges Gewebe (dem *Stratum spongiosum* entsprechend), das sich fast bis zu dem volaren Lymphsack ausdehnt und erst in dessen nächster Nachbarschaft fester wird. Eine besondere *Tela subcutanea* ist nicht unterscheidbar. Drüsen fehlen in dem mittleren Bezirk der Fingerhaut gänzlich oder sind nur ganz vereinzelt vorhanden. Erst in den mehr seitlichen Partien treten sie wieder auf und hier sind sie durch besonders lange Ausführungsgänge vor denen an anderen Körpertheilen ausgezeichnet. Die Ausführungsgänge durchsetzen (auch an der Dorsalseite) die Epidermis manchmal in leichten Krümmungen. Die meisten Drüsen sind Schleimdrüsen; doch kommen auch häufig Körnerdrüsen vor. Der Ausführungsgang derselben ist immer kurz, die Muskelhülle dick.

Ueber die Pigmentirung der Haut ist nichts Besonderes zu sagen; es finden sich subepidermale Melanophoren und Xantholeukophoren, sowie epidermale Melanophoren, nach den Regeln, die auch an anderen Gegenden gelten.

Besonderheiten zeigt das Endglied der Finger. Die Grenze der Epidermis gegen das Corium ist sehr unregelmässig gestaltet, die einzelnen Zellgruppen der basalen Epidermisschicht schieben sich ungleich weit mit ihren zerfransten Enden gegen das Corium vor. Dicht unter dem Epithel liegt eine Zone festen Bindegewebes, die dorsal dünn, volar erheblich dicker und aus kräftigen longitudinalen

Bündeln gebildet ist. Darunter folgt ein mehr lockeres, feinfaseriges, von glatten Muskelzellen und elastischen Fasern durchsetztes Gewebe, das volar dicker, dorsal dünner, die Endphalanx allseitig umgiebt. (Die Endphalanx ist also etwas dorsalwärts verschoben.) In nächster Nachbarschaft des Knochens (abgesehen von der äussersten Spitze) ist das Gewebe besonders locker und hier treten weiter proximal die Lymphräume auf. Ganz besonders reichlich entwickelt sind in der Umgebung der Fingerspitze, namentlich volar, die glatten Muskelzellen und die elastischen Fasern. Die glatten Muskelzellen bilden kräftige Züge, die von der leicht gehöhlten Volarfläche der Endphalanx aus radiär gegen die Epidermis hin ausstrahlen und sich dabei zugleich über die Spitze der Phalanx hinweg dorsalwärts wenden. Sie werden von massenhaften elastischen Elementen begleitet und umgeben. Auch diese gehen von der Phalanx aus und sind stellenweise in den Knochen hinein zu verfolgen. Dorsal sind die glatten Muskelzellen und die elastischen Fasern spärlicher vertreten.

Drüsen sind an dem Fingerende dorsal wie volar vorhanden. Dorsal weichen sie von dem gewöhnlichen Typus nicht ab, volar dagegen sind ihre Ausführungsgänge sehr lang, so dass die kleinen Drüsenkörper sehr tief in das Gewebe der Fingerkuppe hineinversenkt sind. Hin und wieder trifft man verästelte Drüsen. Die Drüsenendstücke sind manchmal nur wenig aufgetrieben und dafür verlängert, so dass die ganze Drüse mehr einen schlauchförmigen Charakter erhält. Dem Aussehen ihres Epithels nach, das immer sehr deutlich und meist ziemlich hoch ist, gehören auch diese Drüsen zu den Schleimdrüsen. Aber auch Körnerdrüsen kommen am Endglied der Finger, und zwar wesentlich an beiden Seiten, vor.

In der Vertheilung der Drüsen an den Fingern finden sich im Uebrigen manche Unregelmässigkeiten, die ich jedoch nicht speciell verfolgt habe.

Das Verhalten der Haut an den Zehen ist im Wesentlichen ebenso wie das an den Fingern.

Dem Gesagten zufolge besitzen bei *Rana esculenta* die Endballen der Finger und Zehen in ihrem Bau manche Aehnlichkeit mit den entsprechenden Theilen des Laubfrosches, denen eine besondere Bedeutung als Haftballen zukommt. Allerdings besitzen die Rana-Arten die Fähigkeit, sich wie der Laubfrosch an glatten Flächen festzuheften, nicht, aber immerhin ist es doch möglich, dass auch ihren Zehenendballen (möglicher Weise auch den *Tori articulares*) eine ähnliche Wirkung, wenn auch in viel geringerem Grade, zukommt. Dewitz, der jene Fähigkeit bei Hyla auf die Klebrigkeit des Secretes der verlängerten Drüsen zurückführt, schreibt auch dem Secret der Endballendrüsen von Rana eine solche

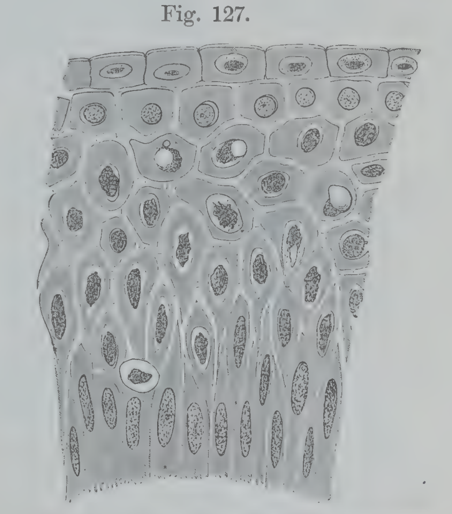
Klebrigkeit zu, die dem Thier von Nutzen sein müsse, wenn es aus dem Wasser auf glatte Steine springt. Eine besondere diesbezügliche Untersuchung wäre für Rana sehr erwünscht. Ueber die Zehenendballen von Hyla und ihre Fähigkeit, sich durch Adhäsion (unter Beihülfe des Drüsensecretes) an glatten Flächen festzuhalten, siehe besonders die Arbeit von Schuberg (1891), in der auch die genauen Literaturangaben sich finden.

2. Die Tori articulares.

2. Die Tori articulares.

Die Epidermis ist an den *Tori articulares* ganz besonders dick, die Einzelzellen hoch, die intercellulären Zonen breit, Intercellularbrücken deutlich (Fig. 127). Die basalen Fortsätze des Cylinderzellstratums sind zahlreich und lang. Die Zellen des *Stratum corneum* sind verhältnissmässig hoch und tragen Cuticularsäume, die selbständig sind, d. h. nicht mit denen der Nachbarzellen zu einem einheitlichen Saum verschmelzen (vergl. Fig. 107 auf S. 470 mit Fig. 127).

Fig. 127.



Epidermis von einem Torus articularis der Hand. 550/1.

Das Corium ist zu einem kräftigen Polster verdickt, das hauptsächlich die Bildung der schon makroskopisch erkennbaren Hautvorwölbung bedingt. Dicht unter der Epidermis folgt zunächst eine feste Bindegewebszone, in der grobe Bündel, wesentlich longitudinal, liegen (wie auch sonst an der Volarseite der Finger, aber kräftiger). Darunter folgt ein mehr lockeres Gewebe mit groben Balken glatter Muskelzellen und massenhaften elastischen Fasern. In dieses Gewebe eingebettet sind Drüsen mit sehr langen Ausführungsgängen und verhältnissmässig kleinen kugeligen Endsäckchen. Manchmal vereinen sich zwei Ausführungsgänge zu einem (Fig. 128 a. f. S.). Die Ausführungsgänge besitzen ein zweischichtiges Epithel, das sich noch auf den Anfang der Drüsenkörper fortsetzt, dann aber einem einschichtigen Epithel Platz macht.

Gegen den volaren Lymphsack hin wird das Corium etwas fester, und an einer beschränkten Stelle, etwa der Mitte des Torus entsprechend, verdickt es sich hier sogar zu einem besonderen festen

Bindegewebswulst, der somit gewissermaassen den Grundstock des ganzen Torus darstellt. Er besteht aus einigen dicken Lagen von fest verbundenen Bindegewebsfasern; zwischen den einzelnen Lagen finden sich Zellen in wohlbegrenzten Räumen. Der Wulst wird von

Fig. 128.

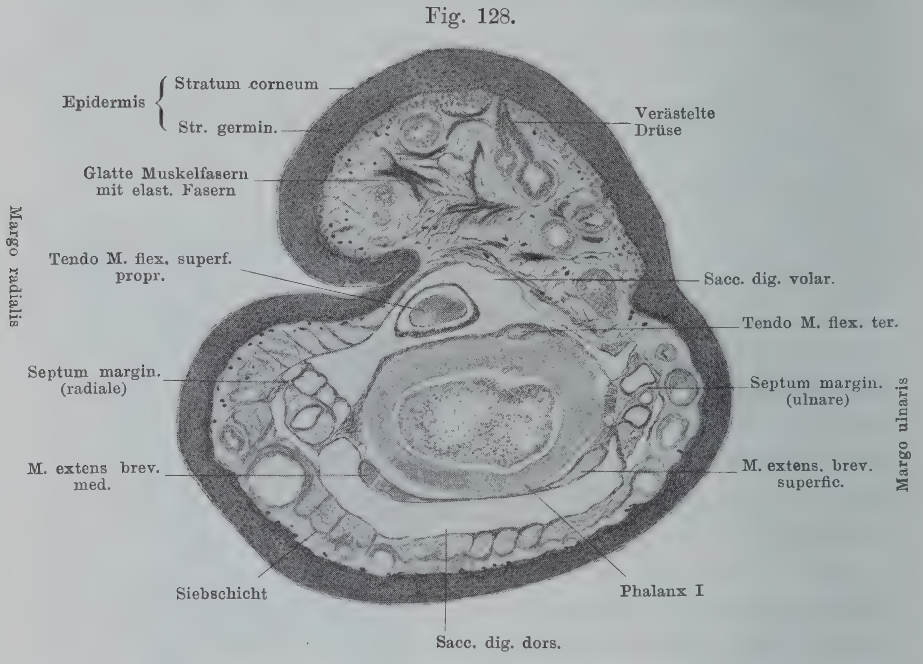


Fig. 128. Querschnitt durch die vordere Hälfte des metacarpo-phalangealen Torus articularis des zweiten Fingers. (Rana esculenta, Weibchen, rechte Hand.) Vergr. circa 30 fach.

vielen feinen elastischen Fasern durchsetzt. (Der Schnitt, Fig. 128, geht distal von diesem Wulst durch den Torus hindurch, hat ihn also nicht mehr getroffen.)

Möglicher Weise kommt auch den *Tori articulares* eine gewisse Bedeutung als Haftballen zu (siehe Zehenendballen).

3. Daumenschwiele des brünstigen Männchens.

3. Die Daumenschwiele des brünstigen Männchens.

Das makroskopische Aussehen der Daumenschwiele wurde bereits auf Seite 456 und 457 geschildert. Danach ist die auffallendste Besonderheit dieses Hautgebietes seine rauhe dornige Beschaffenheit und dunkle, braune bis schwarze Farbe, beides bedingt durch sehr zahlreiche, dicht stehende, tief pigmentirte Erhebungen oder Warzen, sog. Papillen, die die Gestalt spitzer Kegel besitzen und nach Hensche

beiläufig 0,08 mm hoch und an der Basis 0,063 mm breit sind. Analoge Gebilde hat die übrige Froschhaut nicht aufzuweisen.

Die mikroskopische Untersuchung lehrt, dass das Gebiet der Daumenschwiele Besonderheiten im Verhalten der Epidermis, des Coriums und der Drüsen zeigt. Die makroskopisch sichtbaren Erhebungen sind im Corium vorgezeichnet, werden aber hauptsächlich durch aufgesetzte solide Epidermiskegel gebildet; zwischen den Erhebungen münden eigenthümliche sehr grosse Drüsen aus.

Der bindegewebige Grundstock der Haut zeigt im Gebiet der Daumenschwiele das typische Verhalten stark verwischt. Unter der Epidermis folgt eine Bindegewebsschicht, die in Folge der beträchtlichen Grösse der Drüsen sehr dick in verticaler Richtung, zugleich aber auf schmale Scheidewände zwischen den sehr dicht stehenden Drüsen reducirt ist. Die Scheidewände bestehen aus einem faserigen Gewebe, in dem Gefässe und Nerven verlaufen, erstere von Melanophoren begleitet. Auch unter den Drüsen breitet sich eine entsprechende dünne Bindegewebsschicht aus, die in den Gebieten, wo sich Lymphräume unter die Daumenschwiele hinschieben, gegen diese hin sich etwas verdichtet, an den anderen Stellen gleichmässig in das tiefe intermusculäre Bindegewebe übergeht. Es ist also in dem Gebiete der grossen Drüsen die Unterscheidung eines Coriums und einer *Tela subcutanea* nicht möglich.

Fig. 129.

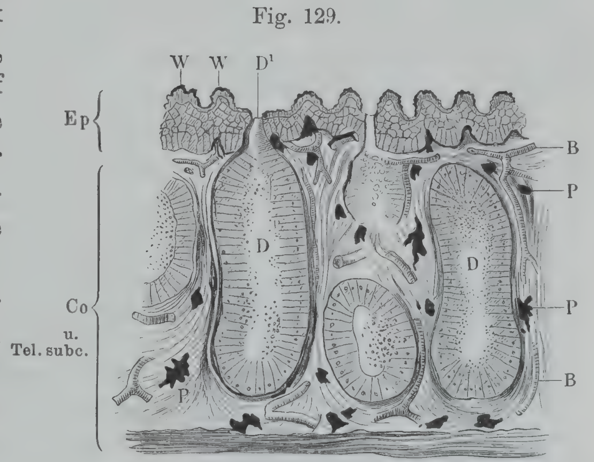


Fig. 129. Schnitt durch die Daumenschwiele. Nach Wiedersheim, aus der I. Auflage dieses Buches.

Ep Epidermis mit ihren Papillen oder Warzen (W).
Co u. Tel. subc. Corium und Tela subcutanea.
D Drüsen.
D Drüsenausführungsgang.
P Pigment.
B Blutgefässe.

Die oberste compactere Lage des Coriums erhebt sich zu zahlreichen Papillen, deren Oberfläche noch mit vielen feinen Erhebungen besetzt ist. Leydig hat schon 1857 diese Erhebungen

bildlich dargestellt, und beschreibt sie (1876) als feine Leistchen, die dicht neben einander hinziehen und von Stelle zu Stelle zusammenfliessen. Sie greifen zwischen die Zähnchen der basalen Epidermisschicht ein.

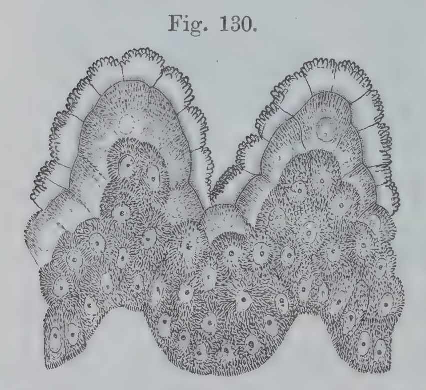
In das Bindegewebe der Papillen sind Zellen eingelagert, die (nach Eberth) in der Basis der Papille zwischen den Gefässen nur spärlich vertreten und spindel- und sternförmig gestaltet sind, während sie über der Gefässschlinge, zwischen dieser und der Grenzlamelle, gedrängter stehen (Eberth zählte 5 bis 14) und rund oder spindelförmig gestaltet, mit grossem rundem Kern und schmalem Protoplasmasaum versehen sind. Diese Zellen liegen meist dicht beisammen und sind dann auch leicht abgeplattet.

Ausserhalb der Begattungszeit findet Eberth statt jener gehäuften Rundzellen ein aus 5 bis 6 spindel- und sternförmigen Zellen und deren Ausläufern gebildetes Netz.

Die Angabe Ciaccio's, dass die geschilderten Zellen Nervenzellen seien, findet Eberth (1869) nicht bestätigt; ebenso erklärt Merkel den Inhalt der Papillen für bindegewebig. Durch neuere Untersuchungen fand Eberth selbst seine frühere Ansicht nur bestätigt (siehe Nerven der Daumenschwiele).

Die Epidermis hat an der Herstellung der dornigen Wärzchen der Daumenschwiele den Hauptantheil. Sie überzieht die Papillen des Coriums und der dazwischen gelegenen Thäler in der Weise, dass sie die Erhebungen und Vertiefungen mitmacht, über jeder Coriumpapille aber noch ganz besonders sich zu einem soliden spitzen Epidermiskegel verdickt. Die obere Grenze der Epidermis verläuft also nicht genau parallel des Coriums; nur ganz im Allgemeinen verlaufen die beiden Grenzlinien gleichsinnig. Die Papille erhebt sich nur ganz wenig in den hohen Epidermiskegel hinein. Die Zahl der Epidermisschichten ist über den Coriumpapillen vermehrt. Die oberste Zelllage (das *Stratum corneum*) ist stark pigmentirt und zeigt eine eigenthümliche Gestaltung, die zuerst von Fr. E. Schulze (1869) beschrieben worden ist. Die Zellen sind (bei *Rana esculenta*) ziemlich dicke, durch und durch homogene Plättchen, die auf der Aussenseite mit kleinen Buckeln dicht besetzt sind (Fig. 130). Leydig, der 1876 diese eigenthümlichen Bildungen weiter verfolgte, findet, dass bei den an der Spitze der Papille

Fig. 130.



Senkrechter Durchschnitt durch die Epidermis zweier Papillen der Daumendrüse eines in Spiritus conservirten brünstigen Männchens von Rana esculenta. 400/1. Nach F. E. Schulze.

stehenden Zellen sich die Höckerchen sogar in kleine Kegel ausziehen, die bei *Rana esculenta* noch merklich grösser sind als bei *R. fusca*. Dagegen reichen die mit Höckern besetzten Zellen bei *R. esculenta* nicht so weit an der Papille herab, als bei *R. fusca*. Die Cuticula macht die Höckerbildungen der Zelle mit (G. Wolff).

An der Daumenschwiele eines brünstigen Männchens von *Rana fusca* finde ich die Epidermiskegel hoch und spitz (in höherem Grade, als die Fig. 129, nach Wiedersheim, es zeigt), und nicht nur die oberste, sondern auch noch die darunter liegende, stellenweise sogar auch noch die dann folgende Zellschicht zu den eigenthümlichen verhornten Platten umgewandelt. Die geschilderte Oberflächensculptur sowie der Cuticularsaum ist dabei schon auf jeder dieser Schichten zu erkennen, die im Uebrigen nicht eng an einander liegen, sondern durch dünne Spalten getrennt werden. Dies kann wohl nur so gedeutet werden, dass permanent ein sehr lebhafter Abschilferungsprocess an der Oberfläche der Epidermiskegel vor sich geht und demnach immer neue Zelllager sich zu den sculpturirten Hornplatten umwandeln.

An dem gleichen Object finde ich eine Besonderheit, die, soweit mir bekannt, bisher noch von Niemandem beobachtet wurde. Es zeigt nämlich auch die Epidermis in der Umgebung des Hautgebietes, das schon makroskopisch durch seine dornige Beschaffenheit und schwarze Farbe ausgezeichnet ist, eine eigenthümliche Beschaffenheit der obersten Zelllage. Jede Einzelzelle der zweiten Zellschicht springt nämlich für sich wie ein kleiner Kegel über die Oberfläche vor und diesem sitzt noch wie ein Hütchen die Hornzelle auf. Die Epidermis zeigt also auch hier eine rauhe Beschaffenheit, doch sind die einzelnen Vorsprünge viel kleiner als im Gebiete der eigentlichen „Schwiele“, weil sie eben nur durch je zwei über einander liegende Zellen gebildet werden. Die Coriumgrenze verläuft hier ganz geradlinig; es finden sich also keine Coriumpapillen. Ich finde dies Verhalten auch an der Volarseite des zweiten Fingers, ja selbst an dem metacarpo-phalangealen Torus. Die Drüsen zeigen hier nichts Abweichendes.

Drüsen der Daumenschwiele.

Die Daumenschwiele ist der Sitz sehr zahlreicher und durch ihre Grösse und Form ganz besonders ausgezeichneter Drüsen. Nach wiederholten Zählungen von Hensche kommt auf eine Fläche von etwa 10 Papillen eine unterliegende Drüse.

Die Drüsen repräsentiren den einfach-tubulösen Drüsentypus, d. h. sie stellen längliche, wurstförmige Schläuche dar, die nach Hensche durchschnittlich 0,8 mm lang und 0,35 mm breit sind. Sie besitzen also auch eine beträchtliche Breite. Die sehr viel schmäleren kurzen Ausführungsgänge münden isolirt. (Ein Mal sah Hensche Confluenz zweier Drüsengänge.) Die Mündungen liegen zwischen den Papillen, niemals auf denselben, und sind nach Hensche ovale oder runde Oeffnungen von 0,06 mm Breite, deren oberste Umgebung von Epithelzellen des schwarzbraunen Pigmentes entbehrt. Sie liegen immer zwischen mehreren Zellen.

Der Drüsenausführungsgang erscheint wie ausgemauert von oft hufeisenförmigen Zellen. An einen Verschluss des Drüsenganges ist somit hier nicht zu denken; man findet nie jene Blutegelstichform, die durch halbe Schliessung der anderen Drüsengänge gebildet wird (Hensche).

Der Bau des Drüsenkörpers ist im Wesentlichen derselbe wie an den anderen Hautdrüsen; sie sind ja wohl auch, wie schon Leydig bemerkte, aus gewöhnlichen Schleimdrüsen hervorgegangen.

Das Epithel besteht aus hohen Cylinderzellen, die entweder körnig oder mehr homogen aussehen. Gegen den Ausführungsgang flacht sich das Epithel ab. Aussen von dem Epithel folgt eine Muskelhaut, deren Existenz von Leydig (1897, für *Rana fusca*) ganz besonders festgestellt worden ist. Sie verhält sich wie in den anderen Hautdrüsen.

Vielfach zeigt die Epithelschicht ein stark buchtiges Aussehen; sie springt mit faltenartigen Erhebungen, die durch flache Mulden getrennt werden, gegen das Drüsenlumen vor. Es scheint sich dabei um wirkliche Faltungen zu handeln, die auch von der *Tunica muscularis* mitgemacht werden. Allerdings besitzen zugleich die Zellen im Bereiche dieser Falten höhere und schmalere Formen, als die in den Thälern zwischen den Falten.

Gefässe der Daumenschwiele.

Die Blutcapillaren der Daumenschwiele bilden nach Langer um jede der grossen schlauchförmigen Drüsen zwei Gefässringe, einen weiteren äusseren und einen engeren inneren. Der weitere ist der, der zuerst aus den zutretenden Arterien entsteht, von ihm gehen kleinere Gefässchen radiär gegen die Drüsenöffnung hin und vereinigen sich zu dem zweiten kleineren Kreise. Zu den Papillen gehen Gefässschlingen von einem der beiden Ringe. Es liegt also in jeder Papille nur eine Gefässschlinge, die durch Umbeugung des Ringgefässes gebildet wird. Wegen der kurzen und gedrungenen Gestalt der Papille ist die Schlinge sehr eng geschürzt, so dass sie leicht mit einer bläschenförmigen Ausbuchtung des darunter weglaufenden Gefässes verwechselt werden könnte. (Langer hält auch eine Verwechselung dieser Gefässschlingen mit terminalen Nervenkörperchen für möglich; vielleicht erklären sich so die „Tastkörperchen", die Leydig (1857) in den Papillen gefunden haben will, die aber kein Autor nach ihm gesehen hat.)

Die Lymphcapillaren schliessen sich eng an die Blutcapillaren an, bilden mit ihnen die grösseren Reife und senden auch gegen die Drüsen hin Röhrchen, die den Blutgefässen entlang verlaufen, doch konnte Langer einen inneren Lymphgefässreif, der offenbar auch vorhanden ist, nicht darstellen. Ueber das Verhalten der Lymphgefässe zu den Papillen konnte ebenfalls ein sicheres Resultat nicht erreicht werden.

Nerven der Daumenschwiele.

Im Gebiete der Daumenschwiele finden sich sehr zahlreiche Nerven, die um die Drüsen herum Geflechte bilden. Dichotomische Theilungen einzelner Nervenfasern in denselben beobachtete Hensche. Der Verbleib der Nerven ist nach Leydig (1892) ein doppelter: ein Theil geht an die Drüsen, ein anderer steigt in die Papillen auf.

Die Nerven, die an die Drüsen herangehen, können nach Leydig vorher noch mit kleinen Ganglienzellen in Verbindung treten; Eberth und Bunge

erwähnen von denselben allerdings Nichts. Das leicht knopfförmig verdickte Ende der Fasern scheint sich, nach den beiden letztgenannten Forschern, ausserhalb des Drüsenepithels zu finden.

Was die in die Papillen aufsteigenden Fasern anlangt, so finden dieselben, nach Eberth und Bunge, ihr letztes Ende in der Epidermis. Zahlreiche marklose Nervenfasern dringen in Büscheln in die Epidermis ein, verästeln sich hier und enden frei, intercellular. Die Nervenfasern stammen theils aus dem oberflächlichen Nervenplexus direct, theils schaltet sich zwischen sie und den Plexus noch eine sogenannte Terminalzelle ein, von der dann die in die Epidermis aufsteigenden Fasern als terminale Fortsätze abgehen. Das Genauere siehe bei den Sinnesorganen der Haut.

Durch die Untersuchungen von Eberth und Bunge, die mit Golgi'scher Methode angestellt sind, erfahren die älteren Angaben Merkel's (1880) volle Bestätigung. Auch Merkel vermochte, wie Eberth und Bunge, im Corium der Papillen keine Nervenenden irgend welcher Art zu finden, sondern sah die Nerven, die bis an die Epidermisgrenze zu verfolgen waren, diese Grenze auch überschreiten. Damit sind denn zugleich auch definitiv die Angaben von Leydig widerlegt, dass sich in den Coriumpapillen der Daumenschwiele Tastkörperchen finden sollen (Leydig, 1857; Abbildung Fig. 42).

Zur Function der Daumenschwiele.

Hensche hielt es für wahrscheinlich, dass die Papillen der Schwiele Gefühlswärzchen darstellen. Allerdings konnte er die Nerven noch nicht mit Sicherheit in die Papillen hinein verfolgen. Merkel, dem dies ebenfalls nicht glückte, glaubte daher, dass die Papillen, wenigstens im Sommer und Herbst, nichts mit einer Nervenfunction zu thun haben. Anders stellt sich die Sache allerdings wieder nach den Untersuchungen von Eberth und Bunge. Stellen dieselben auch in Abrede, dass in den Papillen Nervenendorgane vorhanden sind, so fanden sie doch die Daumenschwiele ganz besonders reich an Nervenfasern, die in die Epidermis eindringen und hier intraepithelial, intercellulär endigen. So darf der Daumenschwiele doch wohl eine ganz besonders hohe Empfindlichkeit zugesprochen werden.

Ihre Hauptfunction dürfte aber die auf Seite 457 genannte bleiben.

Rückbildung der Daumenschwiele.

Nach der Laichzeit verliert sich nicht nur die schwarze Farbe der Daumenschwiele in ein Grau, sondern auch die vorher so dornig rauh gewesene Oberfläche wird fast ganz glatt (Leydig 1877, für *R. fusca*).

Auch bei *Rana arvalis* ist im Sommer jede Höckerbildung geschwunden. Doch ergiebt die mikroskopische Untersuchung, dass die Papillen des Coriums vorhanden sind. Die Epidermis zieht aber glatt über sie und die Vertiefungen zwischen ihnen hinweg. Von einer Sculptur der obersten Epidermislagen ist nur die weitverbreitete feinste Körnelung zugegen, die besonders an den leistenartigen Umfassungen der Zellen hervortritt und den Leisten eine feinste Strich- oder Zackenbildung aufprägt (Leydig).

In der Anordnung der freien Nerven wie des Verhaltens der Endzellen und hrer terminalen Ausläufer ist nach der Brunstzeit kein anderer Unterschied zu

constatiren, als eine Verkürzung der Zellenausläufer, entsprechend der Verdünnung, welche die Oberhaut erfahren hat. Die Zeichnung der Nerven und der Endzellen mit ihren Fortsätzen ist eine ebenso zierliche und bestimmte, wie bei dem brünstigen Männchen (Eberth und Bunge).

4. Der Fersenhöcker.

4. Der Fersenhöcker.

Die Epidermis des Fersenhöckers von *Rana esculenta* ist dicker als die an den benachbarten Partien der Haut, die Zahl der Zellschichten ist vermehrt. Die oberste Lage, das *Stratum corneum*, besteht aus verhältnissmässig hohen, verhornten Zellen, die mit je einem deutlichen Cuticularkäppchen versehen sind, wie schon Leydig (1876) richtig angiebt. Die Grenze zwischen dem *Stratum corneum* und der darunter liegenden oberflächlichen Schicht des *Stratum germinativum* ist nicht glatt, sondern auffallend uneben, was wohl mit der geringen Abflachung der Zellen zusammenhängt.

Soweit die Haut durch Lymphräume von der Unterlage abgehoben ist, zeigen ihre bindegewebigen Bestandtheile das gewöhnliche Verhalten: Schichtung in ein *Stratum spongiosum* mit vielen Drüsen, ein *Stratum compactum* mit perforirenden Bündeln, und eine dünne *Tela subcutanea*. Im Gebiete der *Pars affixa* der Haut ist dies Verhalten aber sehr verwischt und nicht mehr erkennbar. Es folgt hier zunächst unter der Epidermis eine dünne Lage straffen Bindegewebes, dessen grobe Bündel sich einerseits dicht unter der Epidermis verfilzen und andererseits in die Tiefe steigen, um sich mit den derben Faserbündeln der *Aponeurosis plantaris* zu verbinden. An diese wird somit die Haut ganz innig befestigt.

Die *Aponeurosis plantaris* setzt sich, wie Theil I, Seite 200 geschildert und in Fig. 109 auf Seite 198 von Theil I dargestellt ist, mit derben quer verlaufenden Bündeln an den scharfen freien Rand des Praehallux an. Auf Schnitten zeigt sich, dass diesem freien scharfen Rande des knorpeligen Praehallux noch ein ziemlich dicker Wulst eines sehr festen Gewebes aufliegt, das einige Aehnlichkeit mit Faserknorpel besitzt. Ziemlich grosse Zellen, mit deutlichem Protoplasmakörper, liegen in Gruppen vereinigt in Räumen, die durch derbe Bindegewebsbalken von einander getrennt werden. Das Perichondrium, das den Hyalinknorpel des Praehallux überzieht, geht von beiden Flächen desselben auch auf diesen Randwulst über und bedeckt ihn oberflächlich. Mit ihm verbinden sich die Fasern der *Aponeurosis plantaris*, und zwar ziehen dieselben theils zum freien Rande des Wulstes (also mehr oberflächlich), theils in der Tiefe zu der Basis des Wulstes, die dem Praehalluxknorpel aufliegt.

Drüsen sind im Gebiete der *Pars affixa* der Haut des Fersenhöckers nicht sehr reichlich vertreten. Die vorhandenen passen sich

den beschränkten Raumverhältnissen an, indem sie aus dem straffen subepidermalen Bindegewebe mehr in die Tiefe wachsen. Sie besitzen also verlängerte Ausführungsgänge, die manchmal in Krümmungen sich zwischen den derben Bindegewebsbalken hindurchschlängeln. Die längsten liegen plantar, und dringen hier sogar zwischen die oberflächlichen Bündel der *Aponeurosis plantaris* in die Tiefe. Die Endstücke sind meist nicht kugelige, sondern längliche Säckchen, oft buchtig, oder auch mit wirklichen Seitensprossen versehen. Das Epithel der Endstücke besteht aus einer einfachen Schicht von schmalen Cylinderzellen, die Ausführungsgänge sind mit zwei Schichten mehr niedriger Zellen ausgekleidet.

5. Die Schwimmhaut.

5. Die Schwimmhaut.

Die Schwimmhaut ist eine Hautduplicatur. Eine jede Lamelle besteht für sich aus Epidermis und Corium; beide Lamellen

Fig. 131.

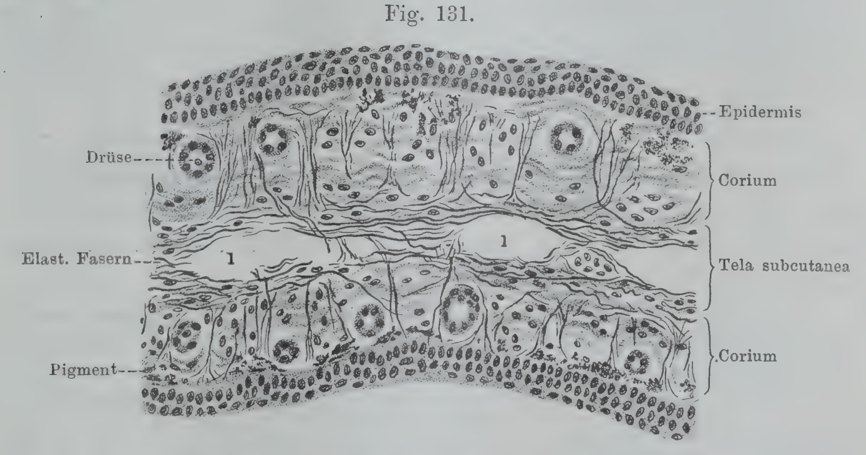


Fig. 131. Querschnitt der Schwimmhaut von Rana esculenta. Elastische Fasern nach Weigert gefärbt. Vergr. 200 : 1. Nach W. Tonkoff.
1 Lymphräume.

werden unter einander verbunden durch eine lockere, an Lymphräumen reiche Schicht, die als das beiden Lamellen gemeinsame subcutane Gewebe aufzufassen ist (Fig. 131).

Die Epidermis der beiden Lamellen ist nicht sehr dick; sie besteht nur aus wenigen (etwa fünf) Zellschichten, von denen auch die unterste aus verhältnissmässig niedrigen und breiten Elementen zusammengesetzt ist. Die basalen Zähnchen sind wenig deutlich, so

dass das Aussehen der Epidermis ein recht anderes ist, als etwa das an einem Finger- oder Zehentorus. Das *Stratum corneum* besteht aus einer einfachen Schicht sehr stark abgeplatteter Elemente.

Das Corium der beiden Lamellen ist nahe den Zehen gut entwickelt und leicht in seine beiden Schichten zu trennen; gegen die Mitte des Zehen-Interstitiums hin verdünnt es sich aber sehr beträchtlich. Dementsprechend verhalten sich die Drüsen. Neben den Zehen enthält die Schwimmhaut sowohl Schleim- wie Körnerdrüsen; in grösserer Entfernung von den Zehen werden die Drüsen spärlicher und fehlen auf längeren Strecken ganz. Wo Drüsen vorhanden sind, ist das *Stratum spongiosum* etwas dicker; in den drüsenlosen Partien ist es auf eine ganz dünne Bindegewebsschicht, die Gefässe und Pigmentzellen führt, reducirt. Das *Stratum compactum* ist überall dünn; in der Mitte des Zehen-Interstitiums ganz besonders. Unterscheidbar bleiben die beiden Lagen aber überall.

Die Form der Schleimdrüsen ist sehr unregelmässig, nieren-, ei-, bisquit-, birnförmig u. s. w., doch kommt auch eine Anzahl solcher vor, die wenig von der Grundform abweichen. An den Schleimdrüsen der Schwimmhaut sind die Bewegungen durch Ascherson constatirt; durch ihre weitläufige Stellung sind gerade die Schwimmhautdrüsen zu Beobachtungen in lebendem Zustande geeignet.

Die *Tela subcutanea*, die die beiden Coriumlamellen verbindet, ist im Verhältniss zu diesen dick, und besteht aus lockerem, von vielen Lymphräumen durchsetztem Gewebe. Ausserordentlich reich ist die Schwimmhaut an elastischen Fasern, deren specieller Verlauf durch Tonkoff festgestellt ist.

Die Fasern verlaufen in der mittleren Schicht der Schwimmhaut parallel zur Oberfläche der Haut und zwar in bestimmter Richtung zur Axe der Zehen. In der Hauptsache bilden sie mit der Axe der Zehen einen etwa rechten Winkel; gegen die Zehenenden hin spitzt sich dieser Winkel aber immer mehr zu, bis die Fasern schliesslich parallel zur Zehenaxe hinziehen. Sie verlieren sich in dem freien Rande der Schwimmhaut. Im Gegensatze zu dem Verhalten der übrigen Haut findet in der Schwimmhaut keine Vereinigung elastischer Fasern zu Bündeln statt, sondern die elastischen Elemente bilden ein sehr dichtes und feines Geflecht mit gleichmässig vertheilten Fasern.

Von dem subcutanen Netzwerk elastischer Fasern, zwischen dem die Lymphräume liegen, begeben sich, wie in der übrigen Haut, in verticaler Richtung Bündel elastischer Fasern durch die beiden Coriumlamellen, durchdringen diese, zerfallen dann in feine Fäserchen und verlieren sich unmittelbar unter dem Epithel. Im Gegensatz zu den übrigen Hautpartien, wo elastische Fasern nur in den durch weite Zwischenräume getrennten verticalen Faserbündeln aufsteigen, durchsetzen in der Schwimmhaut die elastischen Elemente allenthalben das Corium, wobei sie mit einander anastomosiren. Es ergiebt sich so ein grosser Reichthum elastischen Gewebes in der Schwimmhaut, der die hohe Elasticität

dieser Membran bedingt. Man darf, nach Tonkoff, die Schwimmhaut des Frosches mit Recht zu den am besten mit elastischem Gewebe ausgestatteten Organen rechnen.

Gefässe der Schwimmhaut.

Jede der beiden Hautlamellen, aus denen die Schwimmhaut zusammengesetzt ist, besitzt ein Blutgefäss-Capillarnetz, das von dem des Corium an anderen Orten kaum verschieden ist. Seine grösseren Maschen umgreifen die wenigen daselbst befindlichen Drüsen. Gegen den freien Rand der Schwimmhaut treten beide Netzlagen durch schlingenförmige Umbeugungen der Röhrchen zusammen. Mitten zwischen den beiden Blättern liegen die grösseren Gefässe, unter denen die vorcapillaren Arterien wieder durch begleitende feine Venenwurzeln ausgezeichnet sind (C. Langer).

Die Lymphcanäle sind unmittelbare Ausläufer der Lymphräume der hinteren Extremität. Sie bilden zwischen den beiden Hautlamellen ein Netz, das von dem der Blutgefässe ganz unabhängig ist, und dessen Gefässe mit der zunehmenden Breite der Haut immer zahlreicher, dafür aber auch immer dünner werden, hinten in ganz engen Maschen sich verstricken, vorne aber weiter auseinander rücken. Die letzten Röhrchen dringen bis in den freien Saum der Duplicatur ein, verfeinern sich dabei sehr und treten dann in dem Saum in engeren und weiteren Arcaden zusammen. Von den Gefässen dieses grossen Netzes gehen feine Ausläufer aus, die in die Lamellen, namentlich zu den Drüsen, dringen und hier ein zweites Netz bilden, das dem oberflächlichen Blutcapillarnetz entspricht, also namentlich um die Drüsen gelagert ist.

II. Sinnesorgane (Organa sensuum).

II. Sinnesorgane (Organa sensuum).

A. Allgemeine Uebersicht.

A. Allgemeine Uebersicht.

Als Sinnesorgane im weiteren Sinne, d. h. als Einrichtungen zur Aufnahme von Sinnesreizen, mögen diese ausserhalb oder innerhalb des Organismus ihre Quelle haben, sind zu betrachten:

1. die sensiblen Nervenendigungen und besonderen Sinnesorgane der Haut;
2. die sensiblen Nervenendigungen und besonderen Sinnesorgane der Mundschleimhaut;
3. die sensiblen Nervenendigungen und besonderen Sinnesorgane in der Tiefe des Körpers;
4. das Geruchsorgan;
5. das Gleichgewichts- und Gehörorgan (Labyrinthorgan);
6. das Stirnorgan;
7. das Sehorgan.

Nur für einige der hier genannten Apparate ist die specielle physiologische Qualität, theils experimentell, theils aus Analogie (durch Vergleich mit menschlichen Organen) bereits erschlossen, für andere ist sie dagegen noch unklar. Für das Geruchsorgan, das Gleichgewichts- und Gehörorgan, sowie für das Sehorgan ist die specifische Function schon im Namen ausgedrückt. Den nervösen Endapparaten der Haut ist zunächst der Tastsinn zuzuschreiben, über weitere Empfindungsqualitäten besteht Unkenntniss, sowohl für das ausgebildete Thier, wie für die Larve, der ganz besondere, bei der Metamorphose zu Grunde gehende Haut-Sinnesapparate zukommen. Nichts Sicheres lässt sich auch über die specifische Function der verschiedenen nervösen Endapparate aussagen, mit denen die Mundschleimhaut ausgestattet ist; die Frage, ob einige von ihnen (die sog. Endscheiben) der Geschmacksfunction dienen, kann jedenfalls noch nicht mit Bestimmtheit bejaht oder verneint werden. Völlig dunkel ist die Function des Stirnorganes. Ueber sensible Nervenapparate in der Tiefe des Körpers ist gerade beim Frosch noch wenig bekannt, und ob speciell die später als Gelenknervenkörperchen erwähnten Gebilde überhaupt in die Kategorie der Sinnesapparate fallen, ist noch durchaus nicht sicher. Uebrigens besteht diese Unsicherheit zur Zeit auch noch von einigen Einrichtungen der Haut, die als sensible Nervenendapparate geschildert werden.

Die Sinnesapparate sind Einrichtungen an den Enden der Sinnesnerven, dazu bestimmt, den adäquaten Reiz aufzunehmen. So verschieden sie auf den ersten Blick erscheinen, so zeigt sich doch bei näherem Zusehen, dass in ihnen die letzten elementaren Einrichtungen, d. h. die Einrichtungen an den Enden der Sinnesnervenfasern, nur wenige principiell verschiedene Formen des Verhaltens darbieten. Als einfachste Form sind freie Nervenendigungen zu nennen, die in Epithelien, aber auch im Bindegewebe gefunden werden. Hier ist es das Ende der Nervenfibrille selbst, das zur Aufnahme des Reizes bestimmt erscheint. Die zweite Form ist die Endigung der Nervenfibrille an bestimmten Sinneszellen. Sie findet sich in mannigfacher Variation, immer aber mit dem gemeinsamen Grundprincip, dass die peripher gelagerte Sinneszelle mit den Endigungen resp. Anfängen des Sinnesnerven nur durch Contact in Verbindung tritt. Die Sinneszelle ist meist eine Epithelzelle: Neuroepithelzelle. Während in einigen Fällen (z. B. Labyrinthorgan) die Sinneszellen sich durch ihre specifische Form und das Verhalten der Nerven leicht als Gebilde besonderer Art erkennen lassen, ist dies in anderen Fällen schwieriger, und neuere Untersuchungen von Bethe über die Nervenendigungen in der Mundschleimhaut lassen es als möglich erscheinen, dass auch manche bisher als „freie“ bezeichnete Nervenendigungen (die Epithelien) thatsächlich zu bestimmten Zellen in näherer Beziehung stehen und von diesen erst den specifischen Reiz empfangen. Eine

dritte Form des peripheren Verhaltens sensibler Nervenfasern ist am Geruchsorgan vertreten und besteht darin, dass hier der periphere Aufnahmeapparat durch Zellen gebildet wird, die den Charakter von Nervenzellen besitzen, d. h. sich continuirlich in eine Nervenfaser fortsetzen. Dem Geruchsorgan schliesst sich endlich das Sehorgan an, dessen Neuroepithelzellen ebenfalls als Nervenzellen zu betrachten sind, doch mit sehr kurzem centralen Fortsatz.

Auch das Vorkommen nervöser Endnetze wird beschrieben (Endknäuel der Lunge), ist aber nicht allgemein anerkannt.

Die eben genannten Elementarapparate der Sinnesempfindung (freie Nervenendigungen oder Sinneszellen) zeigen in ihrer Anordnung und Vertheilung Verschiedenheiten, die in Zusammenhang mit der morphologischen Ausbildung und der functionellen Dignität der Sinnesorgane stehen. Die freien Nervenendigungen, die die primitivsten Aufnahmeapparate repräsentiren, finden sich diffus über ganze Strecken, namentlich in Epithelien, ohne bestimmte Localisation vertheilt. Durch sie erlangt z. B. die Epidermis als Ganzes die Bedeutung eines Tastorganes. Auch die Sinneszellen können, wie es scheint, stellenweise mehr vereinzelt liegen (gewisse Zellen der Schleimhaut des Mundhöhlendaches), häufiger aber stehen sie in Gruppen zusammen — oft in Gesellschaft indifferenter Elemente — und bilden dann in ihrer Gesammtheit ein kleines Organ niederer Ordnung. So finden sich in der Haut der Larven die Nervenhügel, oder in der Mundschleimhaut die Endscheiben (bei ausgebildeten Thieren) und die Endknospen (bei Larven). Hierher würden auch die Tastflecke der Haut gehören, deren Bedeutung als Sinnesorgane aber neuerdings in Zweifel gezogen wird. Auch diese primitiven Organe sind noch über weitere Gebiete des Körpers, wenn auch schon mit bestimmterer Localisation, vertheilt. Am meisten gilt dies von den Endscheiben der Mundschleimhaut, die durch diese locale Beschränkung auch eine speciellere Function (bei der Nahrungsaufnahme) vermuthen lassen. Wie sie, so sind auch Geruchs-, Labyrinth- und Sehorgan auf den Kopf des Thieres beschränkt, doch geht bei diesen die Concentration der elementaren nervösen Endapparate, in Zusammenhang mit der höheren Specialisirung, noch weiter: dieselben finden sich auf ganz bestimmte kleine Räumlichkeiten beschränkt, und indem diese Räumlichkeiten bestimmte Formen annehmen, die zu der Sinnesempfindung in Beziehung stehen, und auch Hülfsapparate — zum Schutz, zur Zuleitung der adäquaten Reize, zur Bewegung — sich ausbilden, entstehen complicirte Organe höherer Ordnung, in denen neben den specifischen charakteristischen Nervenendapparaten, die den wesentlichsten Bestandtheil des Organes ausmachen, auch sogar Nervenendapparate niederer Qualität sich verbreiten können (z. B. Nervenendigungen in der Hornhaut des Auges).

Die Genese der Sinnesorgane ist sehr verschieden und wird im Speciellen, soweit bekannt, bei den einzelnen Organen selbst kurz zur Sprache kommen. Beim Frosch sind bisher als Zellen, die mit der Function der Sinnesperception betraut sind, mit Sicherheit nur solche ectodermaler oder entodermaler Herkunft bekannt. Unter den ectodermalen Zellen nehmen, wie schon bemerkt, die Riechzellen und die Sehzellen eine besondere Stellung ein, insofern als sie den Charakter von Nervenzellen besitzen, die einen nervösen Fortsatz aussenden; unterschieden sind sie gegenseitig dadurch, dass die Riechzellen im Ectoderm der äusseren Haut, die Sehzellen als Epithelzellen des Centralnervensystems entstehen. Die übrigen Sinnesepithelzellen (Neuroepithelzellen) bewahren (abgesehen von der häufig zu findenden Ausbildung cuticularer Fortsatzbildungen) den anatomischen Charakter anderer Epithelzellen; die Nervenfasern wachsen an sie heran und legen sich nur mit ihren Enden an sie an.

B. Sensible Nervenendigungen und Sinnesorgane der Haut. Allgemeines.

B. Sensible Nervenendigungen und Sinnesorgane der Haut.

Allgemeines.

In der Haut des Frosches sind folgende Arten von Endigungen sensibler Nerven schon von Merkel aus einander gehalten worden: 1. freie intraepidermale Endigungen; 2. Endigungen im Corium an Tastzellen.

Die freien intraepidermalen Endigungen finden sich überall in der Haut (auch in der Cornea), während die Tastzellen nur an bestimmten Stellen in Gruppen zusammenliegen und so besondere primitive Sinnesorgane, die Tastflecke, *Maculae tactus*, bilden. Diesen Tastflecken werden auch die Brunstwarzen des Weibchens von *Rana fusca* angeschlossen, wenn auch der stricte Beweis ihrer Identität mit jenen noch nicht geliefert ist. Darin, dass in ihnen Hautsinnesorgane zu sehen sind, sind die neuesten Untersucher, Huber und Leydig, einig; doch herrschen Controversen nicht nur über die Qualität der durch sie vermittelten Sinnesempfindung, sondern auch über das Verhalten der Nerven in ihnen.

1. Intraepidermale Nervenendigungen.

1. Intraepidermale Nervenendigungen.

Das Eindringen von Nervenfasern in die Epidermis der Froschhaut ist zuerst von Ditlevsen festgestellt, von Merkel (1880) bestätigt worden. Neuerdings haben Retzius (1892) sowie Eberth und Bunge (1893) die intraepidermalen, intercellularen freien Endigungen mit Hülfe der Golgi-Methode dargestellt. Im Einzelnen herrschen noch einige Controversen.

Nach Retzius dringen Nervenfaserbündel aus den perforirenden Faserbündeln direct in die Epidermis und verzweigen sich hier mit knotigen kurzen Aesten, die zwischen den Epidermiszellen mehr oder weniger tangential verlaufen und schliesslich frei enden, bald mit, bald ohne Endknötchen (siehe Fig. 132 von der Kopfhaut einer jungen *Rana temporaria*).

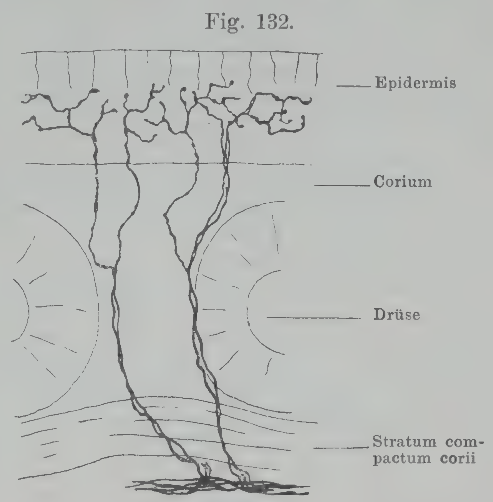
Eberth und Bunge unterscheiden zwei Arten von intraepidermalen Nervenfasern: a) solche, die direct aus den Nervenfasern des Coriums stammen, und b) solche, die im Corium mit einer besonderen Zelle (Endzelle) in Verbindung stehen.

a) Die Fasern, die unvermittelt in die Epidermis eintreten, stammen nach Eberth und Bunge aus dem oberflächlichen (subepidermalen) Nervengeflecht. Von diesem dringen entweder einzelne feine marklose Nervenfäserchen oder Bündel von solchen (2 bis 3 Fädchen) in die Epidermis und enden

hier, ohne sich viel zu verzweigen, intercellulär mit einem kleinen Knöpfchen. Solche unvermittelte intraepidermale Nervenfasern mit freien Endigungen fanden Eberth und Bunge besonders an der Daumenschwiele des Männchens, ferner an den Fingern, der *Vola manus*, des Bauches und des Rückens.

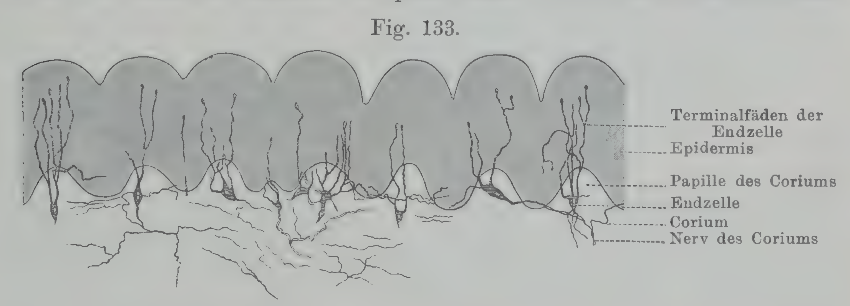
b) Die Fasern, die einerseits in die Epidermis eindringen, andererseits aber mit besonderen, im Corium gelegenen Zellen in Verbindung stehen, sind nach Eberth und Bunge viel zahlreicher als die direct zur Epidermis gelangenden. Die fraglichen Zellen (Endzellen, Terminalzellen) liegen unter der Epidermis im Corium, sind spindel- bis sternförmig, mit zahlreichen Fortsätzen und einem deutlichen Kern versehen. Die Fortsätze sind zweierlei Art: die einen (terminale oder Protoplasmafortsätze, Dendriten) treten in die Epidermis, die anderen (nervöse oder centrale Fortsätze) ziehen zu den Nerven des Coriums und gesellen sich diesen bei. Von den terminalen Fortsätzen, die in die Epidermis eindringen und hier intercellulär weiterziehen, verästeln sich manche vielfach, andere verlaufen ungetheilt bis zu ihrem Ende. Häufig ziehen sie eine Strecke weit horizontal zwischen den Epidermiszellen hin und verbinden sich unter

Fig. 132.



Verticalschnitt durch die Haut eines jungen Frosches, nach der raschen Golgi'schen Methode behandelt. Nach G. Retzius.
Freie intercellulare Nervenendigungen in der Epidermis. Die Nerven steigen aus dem subcutanen Plexus zwischen den Drüsen in die Höhe (perforirendes Bündel) zur Epidermis.

Fig. 133.



Senkrechter Schnitt durch den volaren Theil des Daumenballens der männlichen Rana temporaria. Präparat nach Golgi'scher Behandlung. Vergrösserung 125fach. Nach C. J. Eberth und R. Bunge.

einander zu einem dichten Geflecht. Schliesslich enden sie intercellulär frei (Fig. 133). Ausser den terminalen Fortsätzen besitzt jede Endzelle noch einen oder zwei Nervenfortsätze. Ist nur einer vorhanden, so löst sich derselbe entweder bald in ein Bündel feiner Nervenfäserchen (Axencylinder) auf, die in das subepidermale Nervennetz des Coriums eindringen, oder er bildet nur einen

kurzen Stiel, der rechtwinkelig mit einer Nervenfaser in Verbindung steht. Der Nervenfortsatz kann, statt vom Zellleibe, von Protoplasmafortsätzen ausgehen. Häufig sind zwei Nervenfortsätze vorhanden, in die dann die Endzelle so eingeschaltet ist, dass sie mit ihrem längsten Durchmesser dem Verlauf der Nervenfaser folgt, während sie nach oben ihre Endfädchen sendet. Jeder der zwei Nervenfortsätze löst sich früher oder später in mehrere Einzelfibrillen auf, die zu dem Plexus des Coriums treten. Manchmal sind in einen Nervenstrang mehrere Terminalzellen eingelagert, die sich in grösseren Zwischenräumen folgen, so dass die beiden Nervenfortsätze dann nicht einzelnen Zellen, sondern einer Kette von mehreren Zellen angehören.

Auch die Endzellen haben Eberth und Bunge nicht nur in der Daumenschwiele des Männchens, sondern auch an allen anderen untersuchten Hautpartien (Finger, *Vola manus*, Schwimmhaut, Rücken, Bauch) gefunden, wenn auch nicht überall in gleicher Menge.

Was die Natur der „Endzellen" anlangt, so meinen Eberth und Bunge, dass man sie wohl nicht als Sinneszellen aufzufassen habe, sondern als Gebilde von mehr untergeordneter Bedeutung: als „Scheidenzellen" für die terminalen Nervenfasern. In diesem Falle würde auch das Vorkommen zweier Arten von intraepithelialen Nervenendigungen — der freien und der durch Endzellen — eine Erklärung finden. Die ersteren wären solche, denen die Scheidenzellen fehlen, die zweiten solche, die sie besitzen. Dann würde auch erklärbar sein, dass manchmal eine Nervenfaser von mehreren solchen Zellen umgeben gefunden wird.

Eine Entscheidung über diese Frage ist noch nicht zu geben. Hingewiesen sei auf die später zu erwähnenden Angaben von Huber über Ganglienzellen in den Papillen der Brunstwarzen; es scheint sich hier um ganz ähnliche Gebilde zu handeln. Aber auch die Darstellung, die Bethe von dem oberflächlichen Plexus in der Gaumenschleimhaut des Frosches macht, ist beachtenswerth (Theil II, S. 22). Die Fig. 138 zeigt auch eine Ganglienzelle, von der aus eine Nervenfaser in das Epithel eindringt. Die nervöse Natur der Eberth-Bunge'schen Zellen ist somit doch vielleicht noch nicht als unmöglich zu betrachten.

2. Tastflecke, Maculae tactus.

2. Tastflecke, *Maculae tactus.*

Als Tastflecke, *Maculae tactus*, hat Merkel gewisse von ihm entdeckte Zellgruppen bezeichnet, die im Corium gelagert sind, und zu denen Nerven verfolgt werden konnten. Auf Grund eben dieses Kriteriums wurden sie von ihm für Nervenendapparate erklärt. Ihre nervöse Natur wird neuerdings von Eberth und Bunge (1893) als fraglich hingestellt, scheint mir jedoch noch nicht widerlegt zu sein.

Makroskopisches Aussehen und Vorkommen der Tastflecke. Die Tastflecke sind nach der Darstellung von Merkel, der ich hier folge, schon makroskopisch oder mit der Lupe als kleine, dunkle, scharf umgrenzte Flecke erkennbar, die sowohl innerhalb der grösseren dunkeln Flecken und Binden, wie innerhalb der hellen Hautpartien stehen. Die grösseren Punkte bilden ganz kleine Erhebungen, die kleinen zeigen keine Niveauveränderung. Sie finden sich bei *Rana esculenta* an der Fusssohle und auf der ganzen Oberseite des Körpers, und

zwar am dichtesten an den hinteren Extremitäten. Auf der ganzen Bauchseite suchte Merkel vergeblich nach ihnen. Sie beginnen an der Spitze der fünften Zehe (der Text des Merkel'schen Werkes enthält hier einen sehr leicht erkennbaren und durch die beigegebene Figur bereits berichtigten *Lapsus calami*), ziehen von hier aus in einfacher Reihe am lateralen Rande dieser Zehe hin proximalwärts und zerstreuen sich von ihrer Wurzel aus über die ganze laterale Hälfte der Fusssohle. Auch von der Plantarfläche der vierten Zehe kommt noch ein kurzer Zug solcher Körperchen hinzu. Ueber die Ferse hinweg treten sie auf die nach oben gekehrte Fläche des Unterschenkels, von hier auf die Oberfläche des Oberschenkels und schliesslich auf den Rücken. Hier entspricht die seitliche Grenze ihrer Ausbreitung der Grenze zwischen der dunkeln Rücken- und der hellen Bauchhaut, sie erstrecken sich also noch lateralwärts über die Drüsenwülste. Vorn gehen sie noch auf den Anfang der vorderen Extremität über, ohne jedoch den Vorderarm oder gar die Hand zu erreichen. Sie ziehen sich dann über den Kopf, seitlich bis zur Augenspalte reichend, und hören in der Gegend der Nasenöffnung auf.

An den Beinen ist die Gegend ihres Vorkommens durch eine dunklere Grundfarbe und höckerige Beschaffenheit gekennzeichnet; am Unterschenkel nehmen sie so ziemlich die Hälfte des Umfanges, am Oberschenkel aber nur eine verhältnissmässig schmale Strasse ein. Merkel fand die Tastflecke schon bei Larven, deren Extremitäten bereits ausgebildet, die aber noch im vollständigen Besitz des Schwanzes waren.

Bau der Tastflecke. Die Epidermis ist im Gebiete der Tastflecke häufig verdickt und ist stets durch den Pigmentgehalt ihrer Zellen ausgezeichnet. (Merkel, für *R. esculenta*; Maurer findet bei *R. temporaria* die Epidermis über dem Tastfleck gerade durch Pigmentarmuth ausgezeichnet.) Unter der Epidermis liegt im Corium ein Zellhaufen, der entweder discusartig gestaltet ist und dann keine Niveauveränderung der Coriumgrenze herbeiführt, oder aber die Form eines mehr oder weniger flachen Kugelsegmentes zeigt und dann das Corium als flache Papille vorwölbt. (Diese Papille, eventuell zusammen mit der Epidermisverdickung, bedingt die makroskopisch sichtbare Erhebung.)

Fig. 134.

Tastfleck mit eintretenden Nervenfasern. (Schnitt durch die Haut der Fusssohle, ohne Epidermis.) Essigsäure-Osmium. Vergr. 250/1. Nach Merkel.
In der Corium-Papille, unter der „homogenen Grenzlamelle", liegen die Tastzellen, zu denen von unten her der Anfangs noch markhaltige Nerv tritt. Die Pigmentzellen hören in der Umgebung der Tastzellen auf.

Die Zellen (Tastzellen) sind platte, verhältnissmässig dicke Scheiben, deren Breitseiten der Ebene der Haut parallel liegen. Sie zeigen in ihrem Aussehen Nichts, was sie von protoplasmareichen Zellen unterscheidet; ihr Durchschnitt ist regelmässig elliptisch, Fortsätze fehlen ihnen. Sie bilden zwar einen ziemlich dichtgedrängten Haufen, werden aber gegenseitig durch Bindegewebe ge-

trennt; eine gemeinsame Umhüllungsmembran fehlt vollkommen. Nach geeigneter Behandlung glückte es Merkel, doppelt conturirte Nerven darzustellen, die auf die Körperchen zuliefen, in einiger Entfernung davon ihre Markscheide verloren und sich schliesslich unter wiederholten Theilungen in den Zellenhaufen einsenkten. Der Zusammenhang der blassen Nervenfasern mit den Zellen war nachweisbar. Der Nerv tritt entweder von unten oder von der Seite her an den Tastfleck heran.

Die Grösse der Tastflecke ist sehr verschieden; die kleinsten enthalten nur einige wenige Zellen.

Das Corium in der nächsten Umgebung des Tastfleckes entbehrt der Drüsen und der Pigmentzellen, so dass an einem Stücke Corium, welches man von der Fläche betrachtet, umgekehrt wie bei der Epidermis, die Stellen der Tastflecke als helle Zellhaufen in dem im Allgemeinen stark pigmentirten Stratum hervortreten. Die homogene Grenzlamelle des Coriums trennt die Flecke von der Epidermis (Fig. 134, wo die Epidermis nicht mit dargestellt ist).

Entwickelung. Nach Maurer (1895) entwickeln sich die Tastflecke beim Frosch nach der Metamorphose und zwar an Stellen, wo früher, während des Larvenlebens, epidermale Nervenhügel lagen. Maurer nimmt, auf Grund von Beobachtungen an Cryptobranchus und vergleichend-anatomischen Erwägungen, an, dass nach Elimination der larvalen Hautsinnesorgane von den indifferenten Epidermiszellen sich Elemente loslösen und in die Tiefe sinkend zu Tastzellen werden. (Mit den specifischen Sinneszellen der Nervenhügel würden diese also Nichts zu thun haben; dieselben sind vielmehr zu Grunde gegangen.) Da nach Elimination der larvalen Nervenhügel sich an Stelle derselben zunächst (unmittelbar nach der Metamorphose) Gebilde entwickeln, die den Perlorganen der Knochenfische gleichen, und erst nach einigen Häutungen an den gleichen Stellen die Tastzellen auftreten, so folgert Maurer auch eine verwandtschaftliche Beziehung zwischen den Perlorganen der Fische (die auch an Stelle rückgebildeter Hautsinnesorgane entstehen) und den Tastflecken der Amphibien. Siehe Hautsinnesorgane der Larve.

3. Brunstwarzen.

3. Brunstwarzen.

Die Höckerbildungen, die beim Weibchen von *Rana fusca* zur Zeit der Brunst auftreten und dementsprechend von Huber als Brunstwarzen bezeichnet werden, wurden bezüglich ihres Aussehens und ihres Vorkommens nach Ort und Zeit schon auf S. 457 u. ff. geschildert. Hier ist denn noch ihr Bau zu besprechen und im Anschluss daran die Frage nach ihrer Bedeutung als Sinnesorgane nochmals zu berühren.

Bau der Brunstwarzen. Die genauesten Untersuchungen über den Bau der Brunstwarzen verdanken wir O. Huber; frühere Angaben finden sich bei Leydig (1853 und 1864), sowie bei Hensche (1856).

Nach Huber sind die Brunstwarzen in der Hauptsache Bildungen des Coriums; ihre Grundlage ist eine Coriumpapille, und die Epidermis hat an ihrem Aufbau keinen besonderen Antheil.

Das Epithel über der Papille zeigt meist keine Besonderheit, in selteneren Fällen ist es bis zur doppelten Dicke verstärkt. Die obersten Schichten sind ver-

hornt. Flaschenzellen (siehe S. 468) finden sich besonders an den abhängigen Theilen der Warze. Zwischen die Epithelzellen dringen zahlreiche Nervenfibrillen, die von Ganglienzellen des Coriums ausgehen, und enden dort wahrscheinlich knopfförmig.

Die Papille des Coriums selbst ist rundlich und zeigt ein festes bindegewebiges Stroma, in dessen Maschen, besonders dicht unter dem Epithel, zahlreiche (in einem Schnitt 50 bis 100) Zellen eingelagert sind. Sie gleichen genau den Tastzellen Merkel's, sind aber viel zahlreicher als diese.

Sehr charakteristisch ist das Verhalten der Melanophoren. Dieselben hören entweder schon an der Basis der Papille auf, oder ziehen diaphragmaähnlich noch eine kleine Strecke — meist etwas nach oben ausbiegend — in dieselbe hinein; in der Mitte fehlen sie ausnahmslos. Dagegen kann ein zartes röthliches oder gelbliches Pigment in bedeutender Menge die Papille erfüllen und ihr ein rosa Aussehen verleihen.

Drüsen liegen in der Regel unterhalb des Niveaus der Papille, ihr Ausführungsgang seitlich von derselben; nur mitunter trifft man sie mitten in der Papille, auf deren Höhe sie dann ausmünden.

Blutgefässe verzweigen sich reichlich in der Papille.

Nerven. Im Corium der Papille findet Huber grosse multipolare Ganglienzellen, von denen zahlreiche Nervenfibrillen ausgehen, um in die Epidermis einzudringen. Hier enden sie wahrscheinlich, wie erwähnt, knopfförmig zwischen den Zellen. (Dies Verhalten würde vollkommen dem entsprechen, was Eberth und Bunge als auch an anderen Stellen vorkommend beschrieben: freie intraepidermale Endigung von Nervenfibrillen, die mit „Endzellen" in Verbindung stehen, siehe S. 595.) Ausserdem ist aber Huber geneigt, noch eine zweite Art der Nervenendigungen anzunehmen: nämlich an den Zellen, die peripher in das Bindegewebsgerüst der Papille eingebettet sind und Merkel'schen Tastzellen gleichen. An Goldchloridpräparaten gelang es Huber, den Zusammenhang dieser Zellen mit Nervenfasern wenigstens sehr wahrscheinlich zu machen.

Rückbildung der Brunstwarzen. Das geschilderte Verhalten zeigen die Brunstwarzen nur kurze Zeit. Schon wenige Wochen nach dem Laichen verlieren sie ihre Turgescenz, auch scheinen allmählich die Melanophoren wieder einzuwandern, und im Spätherbste findet man nur noch schlaffe Höcker, die sich in ihrer Pigmentirung wenig von der umgebenden Haut unterscheiden.

Zur Function. Wie aus der Schilderung hervorgeht, besitzen die Brunstwarzen im Bau manche Aehnlichkeit mit den Tastflecken, und Huber ist daher geneigt, auch in ihnen Nervenendapparate zu sehen. Und zwar meint er, dass sie eine modificirte Druckempfindung, die der Wollust, vermitteln. Die specifische Sinnesempfindung würde nach Huber's Auffassung an die „Tastzellen" geknüpft sein, während die freien intraepidermalen Nervenendigungen die reine Berührungsempfindung vermitteln sollen. Nach Leydig (1892) „lässt sich aus dem morphologisch Erkannten nur soviel folgern, dass der über das ganze Integument sich ausdehnende Hautsinn an gedachten Körperstellen in erhöhtem Grade zugegen sein möge".

Vergleichendes. Leydig hat (1864) die Brunstwarzen der weiblichen *Rana fusca* mit dem Perlausschlag auf der Epidermis der Fische verglichen, auf Grund der irrthümlichen Auffassung der Brunstwarzen als verdickter Epidermisstellen. Dieser Vergleich wird, wie Leydig selbst zugiebt (1892), hinfällig durch die Untersuchungen Huber's, nach denen die Brunstwarzen in erster Linie

durch Papillen des Coriums zu Stande kommen. In physiologischer Hinsicht mögen beide Bildungen einander ähnlich sein.

(Durch die im vorigen Abschnitt erwähnte Vorstellung von Maurer, nach der auch die eines besonderen Hornkegels entbehrenden Tastflecke der Anuren den Perlorganen der Teleostier verwandt sind, würde allerdings auch für die Brunstwarzen trotz des Mangels der Epidermisverdickung die verwandtschaftliche Beziehung zu den Perlorganen der Fische wieder discutabel werden.)

4. Intraepidermale Nervenendigungen und Hautsinnesorgane bei der Froschlarve.

4. Intraepidermale Nervenendigungen und Hautsinnesorgane bei der Froschlarve.

Bei der Froschlarve finden sich: 1. freie Nervenendigungen innerhalb der indifferenten Epidermis; 2. besondere Hautsinnesorgane, sogenannte Nervenhügel.

Ueber die Stiftchenzellen, die für besondere Sinneszellen der Epidermis erklärt worden sind, siehe S. 483.

a) Freie Nervenendigungen innerhalb der indifferenten Epidermis.

a) Freie Nervenendigungen innerhalb der indifferenten Epidermis.

Freie intercelluläre Nervenenden in der Epidermis der Froschlarve sind durch Mitrophanow (1884) zuerst beschrieben worden. Aus dem subepithelial gelegenen Nervenplexus des Froschlarvenschwanzes dringen feine marklose Fasern in das Epithel ein und enden hier zwischen den Zellen der Basalschicht mit feinen Endknöpfchen. Eine Beziehung der Nervenenden zu den Eberth'schen intracellulären Körpern besteht nach Mitrophanow nicht. Intercelluläre freie Nervenendigungen in der Froschlarven-Epidermis beschreibt auch Macallum (1886; im Speciellen etwas abweichend von Mitrophanow); Strong (1895) giebt Abbildungen von solchen.

An dieser Stelle ist denn auch noch einmal auf die schon S. 483 kurz erwähnten Eberth'schen intracellulären Körper zurückzukommen, die sich in den Epidermiszellen der Froschlarven, besonders am Schwanze, finden. Ein besonderes Interesse erhielten dieselben durch die Auffassung Pfitzner's, dass sie die letzten Enden der Nerven seien, die in das Epithel eindringen. Pfitzner's Ergebniss modificirte die ebenfalls auf die Epidermis des Froschlarvenschwanzes bezügliche Angabe Hensen's, nach der die Nerven in den Kernkörperchen der Epidermiszellen enden sollten, bestätigte aber die intracelluläre Nervenendigung und stützte damit die theoretische Vorstellung von Hensen, dass die Nerven ursprüngliche Verbindungen der Nervenzellen mit den Zellen der übrigen Gewebe seien, die durch Entfernung der einzelnen Zellen und Gewebe von einander nur ausgezogen würden. Die Befunde von Canini und Gaule (1883) bestätigten Pfitzner's Angabe, dass die intracellulären Körper mit Nerven, die in die Zelle eindringen, zusammenhängen. Doch möchte Gaule sie nicht schlechtweg als typische Form der intraepithelialen Nervenenden ansehen — wegen der räumlichen und zeitlichen Beschränktheit ihrer Verbreitung.

Es wäre auch möglich, dass es sich um ein besonderes Sinnesepithel, oder selbst um einzellige Drüsen handele, an denen ja auch Nerven enden könnten. Die Erklärung Mitrophanow's, dass die intracellulären Körper überhaupt nichts mit Nerven zu thun haben, und dass auch im Froschlarvenschwanz die intraepithelialen Nervenenden nur intercellulär liegen, ist dann wieder von Frenkel (1886) sowie von Macallum (1886) bestritten worden. Frenkel betrachtet die Körper auch wieder als intracelluläre Nervenenden, doch unter einem ganz besonderen Lichte: er bringt sie in Verbindung mit der Umbildung der Zellen. Schon vor der Ausbildung der Körper enden Nerven in den Zellen: die Körper sind also nicht nothwendige Theile für die Verbindung zwischen Nerv und Zelle. Wenn aber die letztere sich umbildet, um zu einer Zelle der zweiten Lage zu werden, wobei sie partiell abstirbt, differenzirt sich jenes Gebilde aus dem Kern, hält, während die Zelle ihre Organisation und Lage ändert, den Zusammenhang mit dem Nerven aufrecht, wird weiterhin selbst zu Nerv umgebildet und stellt nun die Verbindung der neuen, aus der alten hervorgegangenen, Zelle mit dem Nerven her.

Macallum hat einerseits freie intercelluläre Nervenendigungen in der Froschlarven-Epidermis gefunden, glaubt aber andererseits auch an ein Eindringen von Nervenfasern in die Zelle. In diesen sollen sie innerhalb der Eberth'schen Körper enden, die somit Hüllen oder Scheiden für die Nervenenden darstellen würden. F. E. Schulze (1888) vermochte dies nicht zu bestätigen.

Nachdem durch die neueren Methoden die freie intercelluläre Nervenendigung in den verschiedensten Epithelien und auch in der Epidermis der meisten Wirbelthiere nachgewiesen und als die einzig vorkommende erkannt ist, darf der gleiche Typus der Endigung wohl auch für die Froschlarven-Epidermis als der alleinige angenommen, und eine Beziehung der Eberth'schen intracellulären (paranucleären) Körper zu Nervenendigungen als nicht vorhanden betrachtet werden. Die Bedeutung dieser Körper selbst bleibt vorläufig unklar. Dem auf S. 483 darüber Gesagten sei noch hinzugefügt, dass Ehrmann (1886) die faserartigen Gebilde, die aus dem Corium in die Epidermiszellen eindringen, für Fortsätze des subepithelialen Pigmentzellennetzes hält, und die Eberth'schen Körper für die Enden derselben. Die Fortsätze sollen die Wege darstellen, auf denen eine Pigmentübertragung vom Corium in die Epidermiszellen stattfinden kann (siehe S. 479).

b) Nervenhügel der Froschlarven.

b) Nervenhügel der Froschlarven.

Den Larven der Frösche kommen, wie allen Amphibien, „welche und so weit sie vornehmlich auf das Wasser als Aufenthaltsgebiet angewiesen sind“ (Malbranc), besondere, speciell für das Wasserleben bestimmte Apparate zu, die Seitenorgane oder Nervenhügel. In der Haut der Frösche nach der Metamorphose fehlen sie durchaus (Malbranc); unter den Anuren ist Dactylethra bis jetzt die einzige bekannte Form, bei der sie auch nach der Metamorphose erhalten bleiben (Maurer). Sie entsprechen den Organen der Seitencanäle bei den Fischen.

Vertheilung. Die Nervenhügel finden sich bei der Larve am Kopfe und am Rumpfe in ganz bestimmter Anordnung. Sie bilden Linien, „Seiten-

linien“, wozu indessen bemerkt werden muss, dass innerhalb der einzelnen Linie die Organe meist in Gruppen zusammenstehen.

Am Rumpfe sind drei Seitenlinien vorhanden, eine dorsale, eine mittlere und eine ventrale. Die mittlere (die eigentlich typische) beginnt hinter der Kiemengegend und erstreckt sich bis an die Schwanzspitze. Die dorsale beginnt erheblich weiter hinten als die mittlere und zieht (bei *Rana fusca*, nach Malbranc's Abbildungen) in der Nähe der dorsalen Rückenkante ebenfalls bis an die Schwanzspitze, wo sie mit der mittleren zusammenstösst. Die ventrale ist die kürzeste, sie beginnt vor der Wurzel der vorderen Extremität, umzieht diese medial (ventral) und erstreckt sich nach hinten bis in die Gegend der hinteren Extremität. Malbranc fand sie bei *R. fusca* in der Gegend der Vorderextremität unterbrochen.

Am Kopfe findet sich eine Reihe über und eine unter dem Auge (Supra- und Infraorbitalreihe), eine am Ober- und eine am Unterkiefer (Supra- und Inframaxillarreihe).

Eine besondere temporale Anhäufung findet sich noch zwischen Ohr und Auge; Malbranc bildet sie ab, und O. S. Strong beschreibt einen besonderen zu ihr tretenden Nervenzweig.

Entwickelung und Bau. Nach der Darstellung von Maurer entstehen die Nervenhügel bei Ranalarven sehr frühzeitig, wenn die Epidermis noch durchweg aus zwei Zelllagen besteht. Ihre Ausbildung beginnt am Kopfe und schreitet von da längs der Seitenlinien des Körpers vor. Die Seitenorgane sind Bildungen der basalen Epidermisschicht; in ihren ersten Anlagen werden sie durch Gruppen hoher cylindrischer Zellen repräsentirt, die zwischen den kubischen oder platten Zellen der basalen Schicht liegen und zunächst noch von der Deckschicht des Epithels überzogen werden. Später differenziren sich darin birnförmige axiale und cylindrisch bleibende periphere Zellen, während die darüber befindlichen Deckzellen der Epidermis abgestossen werden. Die Zellen der Nervenhügel repräsentiren somit die primäre basale Schicht der embryonalen Epidermis. (Nach Mitrophanow besteht schon die erste Anlage eines Nervenhügels (bei Urodelenlarven) aus einer Sinnes- und einer Deckzelle, von denen jede immer nur wieder ihres Gleichen erzeugt.)

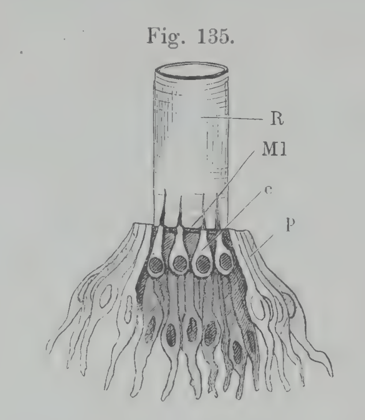
Die ausgebildeten Nervenhügel sind kegel- oder meilerförmige Gruppen von Zellen, die nur in einer einzigen Schicht inmitten der im Uebrigen mehrschichtigen Epidermis liegen. Die Zellen reichen (nach Maurer) alle durch die ganze Höhe des Organes hindurch. Man unterscheidet: 1. in der Achse des Organes liegende birnförmige haartragende Zellen (Zellen des Innenkörpers, Leydig; Sinneszellen) und 2. peripher gelagerte mehr bandförmige Zellen (Stützzellen). Der Gipfel des Hügels pflegt etwas eingezogen, vertieft zu sein; aus der Vertiefung ragen die Haare der Innenzellen hervor.

Was die „Birnform“ der centralen Zellen anlangt, so ist diese Bezeichnung, nach den Angaben Maurer's, wenigstens für die ausgebildeten Nervenhügel nicht ganz correct. Bei diesen erscheinen die centralen Zellen in die Höhe gerückt, von der Oberfläche des Coriums abgehoben. Das ist indessen niemals der Fall: nur die Kerne sind höher gelegen; und damit die durch die Kerne angeschwollenen Zellkörper. Von diesen geht aber stets ein feiner fadenförmiger Fortsatz in die Tiefe zur Basalfläche des Epithels. (Hier soll er mit einer Nervenfaser in directer Verbindung stehen; siehe später: Verhalten der Nerven.) Gegen die freie Oberfläche hin verjüngen sich die axialen Zellen, und ihrem

oberen Ende sitzt je ein starres cuticulares Haar auf (F. E. Schulze, Malbranc, Merkel).

Die peripheren Stützzellen (Mantelzellen) umschliessen die centralen Zellen dicht, und ihre Kerne sind vielfach basal angeordnet, so dass sie eine basale Schicht unter den centralen Zellen vortäuschen; denn viele Kerne liegen thatsächlich unter den Birnzellen. Zwischen jenen Kernen gehen aber stets die Fortsätze der Birnzellen hindurch, so dass die Einschichtigkeit des Epithels doch gewahrt bleibt (Maurer). Ein Product dieser Mantelzellen ist die sogenannte *Membrana limitans*, eine siebartig durchbrochene Membran, die den Gipfel des Nervenhügels bedeckt, und durch deren Oeffnungen die starren Haare der centralen Zellen hindurchragen (Merkel).

Fig. 135.



Ein Nervenhügel der Froschlarve, halbschematisch. Nach Wiedersheim, aus der I. Auflage dieses Buches.

c Centrale Zellen. (Nach Maurer würde sich an den birnförmigen Körper der Zellen noch ein dünner, langer, unterer Fortsatz anschliessen.)

p Periphere Mantelzellen.

Ml Membrana limitans.

R Hyaline Röhre.

Als ein accessorischer Bestandtheil des Nervenhügels ist schliesslich eine zarte hyaline Röhre zu nennen, die der Oberfläche des Hügels aufsitzt und die Haare der Sinneszellen umgiebt. An ihrem freien Ende ist sie offen, so dass das Wasser Zutritt zu den Haaren der Hügelzellen besitzt (F. E. Schulze, von Malbranc bestätigt).

Nervenversorgung der Seitenorgane. Zu den Seitenorganen gelangen Nervenfasern eines ganz besonderen Systemes (Nerven der Seitenorgane), deren Existenz an die der Hautsinnesorgane gebunden ist. Sie sind somit auf das Larvenleben beschränkt und gehen mit dem Untergang der Seitenorgane bei der Metamorphose ebenfalls zu Grunde. Wahrscheinlich haben alle diese Fasern einen gemeinsamen centralen Endkern, doch war dies bisher noch nicht mit Sicherheit nachzuweisen (O. S. Strong). Die peripheren Aeste gehen von dem *Ganglion prooticum commune* und von dem *Glossopharyngeus-Vagus-Ganglion* aus; von diesen beiden Ganglien gehen die zugehörigen Wurzeln in die *Medulla oblongata*. Dass auch die Wurzeln und die entsprechenden Ganglienabschnitte bei der Metamorphose zu Grunde gehen, bedarf kaum der Erwähnung. Zu den Seitenorganen des Kopfes gelangen vor allem Nervenfasern, die in ihrer Gesammtheit den sogenannten *dorsalen Facialis* zusammensetzen; der ihm zugehörige Abschnitt des *Ganglion prooticum commune* ist von der übrigen Masse dieses Ganglions wohl unterscheidbar (siehe Theil II, S. 133). Seine Zweige, deren genauer Verlauf von O. S. Strong (1895) geschildert worden ist, sind: *R. ophthalmicus superficialis* (versorgt die supraorbitalen Sinnesorgane), *R. buccalis* (versorgt die Infraorbital- und Supramaxillarreihe), *R. mandibularis externus* (versorgt die Inframaxillarreihe). Auch dem *Ganglion jugulare* ist während der Larvenperiode ein besonderes Ganglion eng angeschlossen, dessen Aeste für Hautsinnesorgane bestimmt sind (Theil II, S. 150). Ein *R. supratemporalis* (Strong) verläuft zu der vor dem Ohr gelegenen Gruppe, während zu den drei Seitenlinien des Rumpfes die *Rr. laterales* gelangen.

Was das Verhalten der Nervenendigungen in den Nervenhügeln anlangt, so ging die frühere Darstellung dahin, dass das centrale Ende der Birnzellen (Sinneszellen) direct in eine Nervenfaser sich fortsetze. Zuletzt ist diese Anschauung von Maurer (1895) vertreten worden. Die Birnzellen des Nervenhügels würden damit in einem scharfen Gegensatz zu den Stützzellen sowie zu den übrigen indifferenten Epidermiszellen der Umgebung stehen: hier finden sich nur die freien intercellulären Endigungen. Abweichend hiervon lauten die Resultate, die mit Golgi'scher Methode an den Nervenhügeln der Fische (Zimmermann) und Urodelenlarven (Retzius) gewonnen sind. Sie haben gezeigt, dass ein continuirlicher Zusammenhang zwischen Nerv und Zelle nicht besteht, sondern die in das Organ tretenden Nervenfasern frei endigen. In der Haut von Salamanderlarven sah Retzius einen Nervenfaden zu den centralen Zellen der Nervenhügel treten, der sich verzweigt und die Zellen umspinnt, um mit freien Spitzen zu endigen. Von den Nerven, die zu dem Hügel treten, biegen unterhalb des letzteren einige Fasern nach der Seite aus, vertheilen sich in der umgebenden Epidermis und endigen hier intercellulär. Retzius selbst betont die Nothwendigkeit, die diesbezüglichen Untersuchungen fortzusetzen.

Vervielfältigung und Rückbildung der Nervenhügel.

Nach Malbranc können sich die Nervenhügel durch Theilung vervielfältigen, eine Angabe, mit der Merkel übereinstimmt. Doch bezweifelt letzterer, dass diese Vervielfältigung den Charakter einer Regeneration habe, dass also, wie Malbranc annimmt, fortwährend Nervenhügel zu Grunde gehen, und der Defect durch jene Proliferation gedeckt werde. Vielmehr würden die einmal gebildeten Nervenhügel die Bestimmung haben, „das ganze Leben hindurch“ zu fungiren. Für die Anuren (wenigstens Rana) kann es sich nach dem schon Gesagten nur um das ganze Larvenleben handeln, da bei der Metamorphose alle Nervenhügel zu Grunde gehen.

Die Rückbildung der Nervenhügel wird bereits vor der Metamorphose eingeleitet. Etwa zwei Wochen vor der Metamorphose treten, wie Maurer berichtet, Deckzellen auf, d. h. die Zellen, die das Organ unmittelbar umgeben, erleiden eine dem Verhornungsprocess ähnliche Veränderung und bilden eine einfache Lage abgeplatteter kleiner Epidermiszellen um jenes. An den Zellen des Organes selbst machen sich dann, und zwar zuerst an den central gelegenen Birnzellen, Rückbildungserscheinungen bemerkbar, und bei der vor der Metamorphose erfolgenden Häutung (S. 481) werden die Innen- wie die Mantelzellen ausgestossen, somit das ganze Sinnesorgan eliminirt. Am Ober- und Unterkiefer findet bald eine vollkommene Ausglättung der Epidermis statt; dagegen bilden sich auf der Stirn- und Rückenhaut an Stelle der ausgestossenen Sinnesorgane eigenthümliche Gebilde: Epidermisverdickungen mit besonders starker Hornschicht. Maurer vergleicht sie den Perlorganen der Knochenfische. Nach wenigen Häutungen bleibt die Bildung dieses Hornkegels aus; an der Stelle, wo die fraglichen Gebilde vorher lagen, finden sich aber dann die Merkel'schen Tastflecken (siehe diese). Die Nerven der Seitenorgane gehen, wie bemerkt, bei der Metamorphose ebenfalls zu Grunde.

Zur Function der Nervenhügel.

Ueber die specielle Function der Nervenhügel lässt sich etwas Bestimmtes zur Zeit noch nicht aussagen. Leydig bezeichnete bekanntlich die entsprechenden Organe der Fische als Organe des sechsten Sinnes. Nach den Auseinandersetzungen von Merkel kann unsere Kenntniss hierüber dahin formulirt werden,

dass die Nervenhügel ihren adäquaten Reiz durch alle Dinge empfangen, welche die Haare der centralen Zellen in Bewegung versetzen. Es kann sich somit, nach Merkel, nur um einen mechanischen, nicht aber um einen chemischen Reiz handeln; andererseits würde aber ebensogut eine Wasserwelle, wie ein fester Gegenstand (Steine, Pflanzen, oder ein begegnendes lebendes Wesen) von den Nervenhügeln gefühlt werden können. Diese wären somit nichts weiter als Organe des Tastgefühles. In welcher Weise dieses Gefühl dann zur Perception kommt, ist nicht zu eruiren.

Historisches.

Die Nervenhügel der Amphibienlarven wurden 1861 von Fr. E. Schulze entdeckt und als Gebilde angesprochen, die structurell und functionell (als Sinnesorgane) den von Leydig (1850) entdeckten Nervenknöpfen in den sogenannten Schleimcanälen der Fische gleich zu stellen seien. Auf die historische Entwickelung unserer Kenntniss von diesen Organen genau einzugehen, kann hier unterbleiben; sie findet sich am ausführlichsten dargestellt bei Merkel (1880). Kurz erwähnt sei nur, dass Leydig die fraglichen Gebilde der Amphibienlarven nicht als Sinnesorgane gelten lassen wollte, dass aber die Schulze'sche Darstellung und Auffassung von anderen Seiten vollste Bestätigung gefunden hat. Ausser einer zweiten Arbeit von Schulze selbst (1870) sind bezüglich der Nervenhügel der Amphibienlarven und der zeitlebens an das Wasser geknüpften Amphibien besonders zu nennen die Arbeiten von Langerhans, Bugnion und vor Allem die von Malbranc (1875), zu der Merkel (1880) nur wenig hinzuzufügen fand. Neuerdings wurden die Organe eingehender untersucht von Maurer, der sie für die Herleitung der Säugethierhaare in Anspruch nimmt (siehe die im Literaturverzeichniss genannten Arbeiten von Maurer). Das Verhalten der Nerven untersuchte Retzius (1892). Speciell über diesen letzten Punkt erscheinen, wie Retzius selbst hervorhebt, neue Untersuchungen wünschenswerth.

C. Sensible Nervenendigungen und Sinnesorgane der Mundschleimhaut.

C. Sensible Nervenendigungen und Sinnesorgane der Mundschleimhaut.

In der Mundschleimhaut des ausgebildeten Frosches finden sich, ähnlich wie in der äusseren Haut, 1. allenthalben intraepitheliale Nervenendigungen, und 2. besondere Sinnesorgane, sogenannte Endscheiben.

1. Intraepitheliale Nervenendigungen des gewöhnlichen Mundepithels.

1. Intraepitheliale Nervenendigungen des gewöhnlichen Mundepithels.

Am genauesten sind die intraepithelialen Nervenendigungen des gewöhnlichen Mundepithels für die Schleimhaut des Mundhöhlendaches bekannt und zwar durch Bethe. Wie schon S. 22 erwähnt, fand Bethe drei Arten von Nervenendigungen im Epithel des Mundhöhlendaches: Endigungen an Becherzellen, an Wimperzellen und an tieferen Epithelzellen mit dunkeln Kernen. Von diesen dreien nimmt er die zuletzt genannten als solche in Anspruch, die wahrscheinlich ein diffuses, mangelhaft localisirtes Gefühl vermitteln. Eine

feinere Localisation der Empfindung ist hier nicht anzunehmen, da die betreffenden Zellen nur mit einer centralen Zelle in Verbindung stehen, und die zusammengehörigen über ein grosses Gebiet zerstreut sind. Die Endigungen an den Becher- und Flimmerzellen sind wohl nicht als sensible aufzufassen. Freie Nervenendigungen, wie sie in den Endscheiben vorkommen, hat Bethe in dem übrigen Epithel nicht gefunden.

Das genauere Verhalten der beiden Nervenplexus am Mundhöhlendach wurde S. 22? geschildert. In Fig. 138 ist mit *A* eine varicöse Faser bezeichnet, die von einer Endscheibenfaser abgeht und an einer tiefen Epithelzelle (*Sz*) endet. *Gz* ist eine Ganglienzelle des oberflächlichen marklosen Nervenplexus, von der eine Nervenfaser zu zwei Flimmerzellen verläuft.

In das Flimmerepithel der Zungenschleimhaut sah Retzius (1892) Nervenfasern eindringen und hier nach aussen verlaufende und frei endigende Aeste abgeben. Ueber ihre Natur ist wohl noch nichts Bestimmtes zu sagen.

2. End-scheiben der Mund-schleimhaut.

2. Endscheiben der Mundschleimhaut.

Auf der Mundhöhlenschleimhaut des Frosches kommen in weiter Verbreitung specifische Sinnesorgane vor, die bald als Geschmacks-, bald als Tastorgane, bald als beides aufgefasst worden sind und dementsprechend als Geschmacksscheiben (Engelmann) oder indifferenter als Endscheiben (Merkel) bezeichnet werden. Auf die Frage nach ihrer Function ist später einzugehen. Sie finden sich auf der Zunge, dem Mundhöhlendach und dem Mundhöhlenboden. Die der Zunge fallen in das Gebiet des *N. glossopharyngeus*, die übrigen dürften dem *N. facialis* angehören, der mit seinem *R. palatinus* die Schleimhaut des Mundhöhlendaches, und mit seinem *R. mandibularis internus* die des Mundhöhlenbodens in den mit Endscheiben ausgestatteten Gebieten versorgt.

Der Bau der Organe ist an den verschiedenen Stellen zwar der gleiche, doch wölben sich die des Mundhöhlendaches deutlich vor, während die der Zunge, die die Endfläche der *Papillae fungiformes* einnehmen, flach sind. Aus diesem Grunde unterscheidet Bethe die Organe auf der Zunge als Endplatten von denen des Mundhöhlendaches, die er Sinneshügel nennt. Da der Unterschied weniger auf die epitheliale Scheibe selbst, als auf die Form der bindegewebigen Papille, der sie aufsitzt, zurückzuführen ist, so bezeichne ich die erstere in beiden Fällen mit dem Merkel'schen Namen Endscheibe, und verwende den Bethe'schen Namen Sinneshügel für das ganze Organ (Endscheibe plus Papille) am Mundhöhlendach. Der ganze Sinneshügel würde somit etwa der *Papilla fungiformis* entsprechen. (Wegen der Aehnlichkeit mit „Nervenhügel" ist die Bezeichnung „Sinneshügel" am besten möglichst zu vermeiden.)

Specielle Vertheilung der Endscheiben.

1. Hauptsitz der Endscheiben sind die *Papillae fungiformes* der Zunge. Sie stehen somit nur an der Oberseite der Zunge, und zwar, wie Bethe hervorhebt, am dichtesten an den Rändern.

2. Auch am Mundhöhlenboden, soweit er von der Zunge nicht bedeckt ist, sowie auf dem Unterkiefer finden sich Endscheiben, und zwar in beträchtlicher Anzahl. Nach Holl finden sich die meisten hinten in der Nähe des Kehlkopfeinganges, doch auch im vorderen Theile, rechts und links von der Zunge, sind viele zu treffen. Am Unterkiefer sitzen sie an den Leisten zwischen den Crypten (Holl); ihr Verbreitungsgebiet geht lateralwärts soweit, wie das flimmernde Cylinderepithel der Mundhöhle.

3. Ganz besonders zahlreich sind die Endscheiben (Sinneshügel) am Mundhöhlendach; nach Merkel stehen sie hier sogar dichter als die der Zunge. Am dichtesten stehen sie auch hier, nach Bethe, an den Rändern. In der Mitte stehen sie nur vorn sehr dicht, werden aber bald hinter den Choanen sehr sparsam und hören schon weit vor dem Anfang des längsgefalteten Oesophagus ganz auf, während sie sich am Rande bis zu den Mundwinkeln hinziehen (Bethe). Aehnlich lauten die Angaben von Merkel. Holl vermisste die Scheiben auf der Schleimhaut der *Fossae subrostrales*, wie überhaupt in dem glatten Schleimhautgebiet vor den Vomerzähnen, ebenso an den Oberkiefern *sensu strictiori*; dagegen fand er sie auf der Kante und der lingualen Fläche der „Gaumenleiste“ (S. 14). Bei einem Frosche (*R. esculenta* von 15 cm grösster Länge) zählte Bethe 210, bei einem anderen Exemplar 230 Endscheiben am Mundhöhlendache.

Bau der Endscheiben.

Bau der Endscheiben.

Die Endscheiben sind „Epithelialplatten“ (Engelmann), rundliche Gruppen von charakteristischen Epithelialgebilden, die sich von denen der Umgebung sehr wesentlich unterscheiden.

Die Endscheiben der Zunge nehmen die Höhe der *Papillae fungiformes* ein und werden hier von einem Kranz von Flimmerzellen umgeben. (Siehe S. 46. Zu dem dort Gesagten sei hier nachgetragen, dass Holl zwar anfänglich die Flimmerzellen auf den Papillen der Froschzunge vermisste, sich aber bald von dem Vorhandensein derselben überzeugt und speciell auch den Flimmerzellenkranz um die Endscheiben der *Papillae fungiformes* anerkannt hat. Siehe die im Literaturverzeichniss erwähnte Arbeit von Holl über die Mundhöhle von *Lacerta agilis* [1887] und meine Bemerkung im Anatom. Anzeiger, Bd. 20, 1901.) Der allgemeine Bau der *Papillae fungiformes* wurde schon S. 46 und 47 geschildert; auf den Bau des „Nervenkissens“, das eine besondere Schicht über dem bindegewebigen Grundstock der Papille bildet, wird bei der Schilderung des Nervenverhaltens eingegangen werden.

Am Mundhöhlendache stehen die Endscheiben auf besonderen Papillen, Erhabenheiten der bindegewebigen Grundlage (Holl); im Uebrigen ist ihr Bau der gleiche wie der der Endscheiben auf den *Papillae fungiformes*. Die Bindegewebspapille bedingt die Vorwölbung der Endscheiben, die Bethe zu der Bezeichnung Sinneshügel veranlasst. Von den Endscheiben am Mundhöhlenboden ausserhalb der Zunge berichtet Holl, dass sie nicht in allen Fällen eine so mächtige Breitenausdehnung zeigen, wie die an den Zungenpapillen, so dass sie an die Sinnesorgane in der Mundhöhle von *Salamandra maculata* erinnern, die auch nicht jene excessive Breitenausdehnung besitzen.

α) Die zelligen Elemente der Endscheiben.

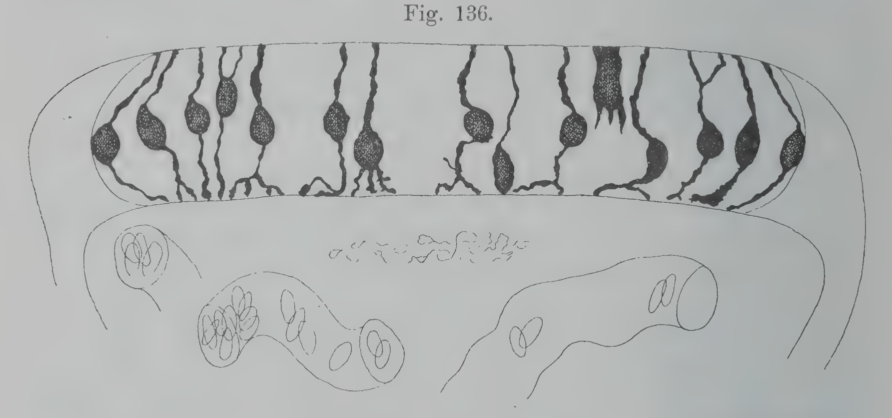
Die Epithelzellen, die die Endscheibe zusammensetzen, sind sehr verschiedener Art und liegen in Schichten über einander. Die meisten von ihnen erreichen mit ihrem centralen Ende die Bindegewebsgrenze und laufen hier meist mit mehreren Fortsätzen divergirend aus. Die Zellfortsätze schieben sich durch einander, ohne unter einander zu anastomosiren. Folgende Zellarten sind beschrieben worden.

1. Cylinderzellen (Merkel; Kelchzellen, Engelmann).

Die oberflächlichste Schicht der Endscheibe wird in der Hauptsache von kurzen Cylinderzellen gebildet, die mit ihren Fussenden die Bindegewebsgrenze nicht erreichen (Fig. 136).

Nach der Schilderung von Merkel unterscheiden sie sich von den oberflächlichen Epithelzellen der übrigen Mundhöhle vor Allem dadurch, dass sie etwas

Fig. 136.



Papilla fungiformis von Rana temporaria, nach der raschen Golgi'schen Methode behandelt. Nach G. Retzius.
In der Endscheibe ist eine Cylinderzelle imprägnirt, ausserdem zahlreiche „Stäbchen-“ und „Gabelzellen“. Im Corium der Papille einige Blutgefässe.

gelblich gefärbt sind und der Flimmern entbehren. Auch erreichen sie die Länge der an der Peripherie der Scheibe stehenden gewöhnlichen flimmernden Cylinderzellen nicht. Ihr heller Inhalt ist deutlich längsgestreift und verhält sich gegen Farbstoffe durchaus anders wie der der benachbarten Flimmerzellen. Der Kern ist quergestellt und liegt dicht über dem centralen Ende, welches sich in wurzelartige Fortsätze verlängert. Von der Fläche betrachtet sind die Zellen fünf- oder sechseckig: sie besitzen also die Form von Prismen.

2. Flügelzellen (Merkel).

Als Flügelzellen bezeichnet Merkel Zellen, die zwischen den gestreiften Cylinderzellen in grosser Zahl eingelagert sind und flügelförmige Fortsätze zwischen diese einschieben.

Der kernführende Theil der Flügelzellen liegt nach Merkel tiefer als die kerntragende Stelle der Cylinderzellen, an ihn fügt sich der mit den Flügeln versehene Zelltheil an, der bis zur Oberfläche des Epithels in die Höhe ragt. Der kerntragende Theil endet nach innen entweder mit ähnlichen kleinen Wurzeln wie die Cylinderzellen, oder mit einem kurzen ungetheilten Ende. Damit erreichen sie die Grenze des Coriums (Fajersztajn). Merkel hat die Flügelzellen in Isolationspräparaten gefunden, und in solchen wurden sie von Holl bestätigt, der ihre Vielgestaltigkeit besonders hervorhebt. Arnstein, Fajersztajn und Retzius haben sie ebenfalls bestätigt, während Bethe sich von ihrer Existenz nicht überzeugen konnte.

3. Stäbchenzellen (Merkel).

Die Stäbchenzellen besitzen einen rundlichen bauchigen Körper, einen langen peripheren und einen kurzen centralen Fortsatz. Sie erstrecken sich durch die ganze Höhe des Epithels hindurch; ihr Körper, der den Kern einschliesst, liegt meist unterhalb der Cylinderzellschicht, ihr peripherer Fortsatz zieht durch diese Schicht hindurch bis zur freien Oberfläche der Scheibe, ihr centraler dünner Fortsatz ist nach Retzius zuweilen unverzweigt, in der Regel aber mehr oder weniger stark und in sehr verschiedener Weise verästelt. Die Aeste laufen an der Bindegewebsgrenze stark divergirend aus (Retzius).

Nach Merkel's Darstellung stehen bei *Rana esculenta* die Stäbchenzellen, die Merkel für die eigentlichen Sinneszellen anspricht, gruppenweise in der Endscheibe zusammen mit besonderen Stützzellen. Auch diese sind hoch, erstrecken sich durch die ganze Höhe des Epithels und bilden um die Stäbchenzellen einen peripheren Mantel. So würden innerhalb der Endscheibe eine ganze Anzahl kleiner Endknospen zu Stande kommen, aus peripheren Stütz- und centralen Sinnes-(Stäbchen-)Zellen gebildet. Nicht selten finde sich in einer Endknospe nur eine Stäbchenzelle. — Eine solche gruppenförmige Anordnung der Stäbchenzellen in Vereinigung mit besonderen Stützzellen ist von anderer Seite nicht bestätigt worden. Nach den Schilderungen von Fajersztajn, Retzius, Bethe sind die „Stützzellen" Merkel's wohl nur eine besondere formale Modification der Stäbchenzellen. Wie vielgestaltig diese sein können, ist am genauesten von Retzius dargestellt worden (Fig. 136). Sehr verschieden ist vor Allem die Lage des den Kern einschliessenden Zellkörpers. Derselbe findet sich in verschiedener Höhe: gewöhnlich in der Mitte der ganzen Scheibenhöhe oder etwas darunter, manchmal in der Nähe des oberen Endes (und dann im Niveau der Cylinderzellschicht), hier und da auch ganz am unteren Zellende. Dementsprechend ist auch das Verhalten, namentlich die Länge, der beiden Fortsätze verschieden, die vom Zellkörper ausgehen. Es kann der zur Peripherie dringende Fortsatz sogar kürzer sein als der centrale. Andererseits kann auch der centrale Frotsatz sehr kurz werden, und wenn der Kern sehr tief liegt, giebt der Zellkörper gar keine oder eine verschieden grosse Anzahl von Aesten ab, die sich in verschiedenen Richtungen spreizen.

4. Gabelzellen (Engelmann).

Die von Engelmann zuerst beschriebenen Gabelzellen sind nach Retzius nur eine besondere Varietät der Stäbchenzellen, die dadurch

charakterisirt ist, dass sich der periphere Fortsatz in zwei Aeste theilt, die beide zwischen den Cylinderzellen hindurch zur Oberfläche dringen (Fig. 136).

Für die Verwandtschaft der Stäbchen- und Gabelzellen spricht auch das von Bethe festgestellte gleichartige Verhalten der Nerven an beiden. Bethe bemerkt, dass die beiden peripheren Aeste der Gabelzellen dünner sind als der eine Fortsatz der Stäbchenzellen: bei Flächenbetrachtung der Endscheibe erblickt man daher in den Kittlinien zwischen den Cylinderzellen sowohl die dünneren Ausläufer der Gabelzellen wie die dickeren Fortsätze der Stäbchenzellen.

5. In den Endscheiben des Mundhöhlendaches fand Bethe schliesslich noch eine besondere Art von Zellen, die dicht unter den Cylinderzellen liegen, mit ihrer Form sich der Umgebung anpassend, mit meist quer gestelltem Kern. Vielleicht sind es in die Tiefe gedrängte Cylinderzellen.

(In der Umgebung der Endscheibe fand Niemack noch einige besondere Zellformen durch Methylenblau gefärbt; zwei derselben sind in Fig. 137, *e* und *f*, dargestellt. Sie stehen weder zu der Scheibe selbst, noch zu den Nerven in engerer Beziehung.)

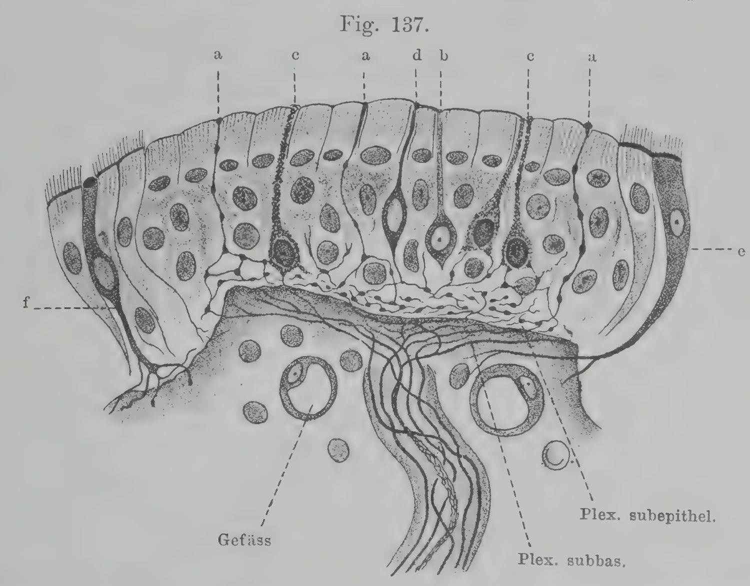
Zur Schichtung der zelligen Elemente.

Die Kerne der verschiedenen Zellarten liegen in mehreren Schichten über einander, wieviel Zellschichten aber anzunehmen sind, darüber differiren die Ansichten. Fajersztajn unterscheidet vier Kernreihen: die oberste gehört den Cylinderzellen, die zweite den Flügelzellen, die dritte den Gabelzellen, die vierte den Stäbchenzellen an. Ausser den Cylinderzellen würden aber alle anderen Elemente mit ihrem centralen Ende die Bindegewebsgrenze erreichen und hier mit ihren Fortsätzen sich vielfach durch einander schieben. Der letzteren Auffassung entspricht die von Retzius insofern, als auch dieser nur zwei Arten von Zellen unterscheidet: 1. kurze Cylinderzellen und 2. Zellen, die die ganze Höhe des Epithels, von der Bindegewebsgrenze bis zur freien Oberfläche, einnehmen. Die Kerne der letzteren würden aber in ganz verschiedener Höhe liegen, ohne dass ein bestimmtes Kernniveau etwa für besondere Zellarten charakteristisch wäre. Kurz hingewiesen sei hier noch auf die Darstellung von Holl, nach der in der Endscheibe eine Schichtung, ähnlich der der Retina, bestände. Holl unterscheidet, oberhalb des später zu schildernden „Nervenkissens“: 1. eine „Körnerschicht“ (Schicht der Basalzellen), dann 2. eine Zellschicht, die aus Sinneszellen und Stützzellen besteht, und 3. schliesslich die Schicht der cylindrischen Zellen. Die Sinnes- und Stützzellen liegen in dem „äusseren Neurospongium“ oder der „äusseren reticulären Schicht“ (können sich aber auch nach oben oder unten etwas aus derselben herausschieben). Die äussere reticuläre Schicht hängt mit der inneren reticulären Schicht (der oberen Schicht des später zu schildernden Nervenkissens) durch das Interneurospongium zusammen, das die Basalzellenschicht durchsetzt. Die reticulären (Neurospongium-) Schichten werden von den Nervenfasern durchzogen und bilden somit, ähnlich wie in der Retina, Stützmassen für die nervösen Elemente und die zelligen Gebilde. Nach Fajersztajn entsprechen die granulirten oder reticulären Massen nur den (theilweise durch Reagentien veränderten) Nervenfasern.

β) Verhalten der Nerven.

In den *Papillae fungiformes* steigt ein Bündelchen von 5 bis 10 markhaltigen Nervenfasern auf und gelangt nach Durchsetzung des grösseren unteren Theiles der Papille an die untere Fläche des sogenannten Nervenkissens (Engelmann), einer Scheibe von besonders dichtem Gewebe, die die Unterlage für das Epithel der

Fig. 137.



Schematisch nach verschiedenen Präparaten zusammengestellter Verticalschnitt durch eine Endscheibe der Froschzunge. Nach J. Niemack.

a Freie Nervenendigungen.

b, c, d Nervenzellen. Die Nervenfaser, die von unten her gegen die Stäbchenzelle b aufsteigt, sollte bis an die Zelle selbst gehen und hier mit einer Anschwellung enden (Versehen der Copie). Die Zellen c zeigen den im Text erwähnten „blauen Mantel". Das thatsächliche Verhalten der Zelle d (scheinbare Continuität zwischen Nervenfaser und Zelle) lässt Niemack unentschieden.

e, f Zellen aus der Umgebung der Endscheibe, die mit Methylenblau färbbar sind. e eine Flimmerzelle mit sehr langem centralen Fortsatz ohne Beziehung zu Nerven; f häufig vorkommende Zellform ausserhalb der Endscheibe, ebenfalls ohne Beziehung zu den Nerven.

Endscheibe bildet. Vor dem Eintritt in das Nervenkissen verlieren die Nervenfasern ihr Mark und das Neurilemm, und die nunmehr sehr dünn und blass gewordenen Nervenfasern bilden unter wiederholter dichotomischer Theilung (Molin 1849) ein zartes, dichtes Nervengeflecht, welches sich nahezu horizontal in der unteren Hälfte des Nervenkissens ausbreitet (Engelmann). Von diesem *Plexus subbasalis* (Fajersztajn, Niemack) lösen sich varicöse Fasern los, die die obere homogene Lage des Nervenkissens durchsetzen und über ihr einen zweiten Plexus (*Plexus subepithelialis*; Fajersztajn, Niemack) bilden. Die Lücken dieses letzteren werden

bereits durch die unteren (meist verzweigten) Enden der Zellen der Endscheibe bestimmt. Aus ihm lösen sich nun schliesslich Endfibrillen ab, die in das Epithel eindringen. Dass in den beiden Plexus wirkliche Anastomosen zwischen den Aesten verschiedener Nerven oder zwischen denen eines und desselben Nerven vorkommen, wird von Bethe (im Gegensatz zu Fajersztajn und Niemack) entschieden in Abrede gestellt.

An den Endscheiben des Mundhöhlendaches sind die Verhältnisse im Princip die gleichen wie an den *Papillae fungiformes* der Zunge. Doch ist die Zahl der markhaltigen Fasern, die in eine Papille eintreten, kleiner: es sind nämlich der Regel nach nur zwei Fasern, und wo mehrere vorhanden sind, lässt sich nachweisen, dass diese Mehrzahl durch Theilung aus dem einen Nervenfaden oder aus beiden entstand, so dass also thatsächlich doch nur Elemente aus zwei Nervenfasern die Endscheibe versorgen (Bethe).

Die Nervenfasern, die zu den Endscheiben des Mundhöhlendaches treten, entstammen aus dem tiefen (markhaltigen) Nervengeflecht der Schleimhaut desselben (siehe S. 22). — Am Mundhöhlendach hat Bethe noch ein besonderes Gesetz der Nervenvertheilung constatirt. Die markhaltigen Nervenfasern, die aus dem tiefen Plexus hervorgehen, theilen sich nämlich der Regel nach in je vier Astfasern, von denen jede zu einer Endscheibe tritt. Jede markhaltige Nervenfaser versorgt also der Regel nach vier Endscheiben (dass einige Fasern aber auch mehr Scheiben versorgen, folgert Bethe aus Zählungen der Fasern und Endscheiben). Die zweite Faser, die noch zu jeder Endscheibe tritt (es wurde erwähnt, dass jede Endscheibe zwei Fasern erhält), stammt nicht von derselben Stammfaser wie die erste, sondern von einer anderen. Hier besteht nun noch (wenigstens der Regel nach) das Verhältniss, dass immer nur eine Endscheibe von denselben beiden Nervenfasern innervirt wird. (Trotzdem also aus zwei Stamm-Nervenfasern a und b je vier Astfasern hervorgehen, von denen eine jede zu einer Endscheibe tritt, würde die Nervencombination a + b doch nur in einer einzigen Endscheibe zu Stande kommen.) Doch beobachtete Bethe auch einige wenige Fälle, wo mehrere Endscheiben von denselben beiden Fasern innervirt wurden. — Manchmal kommt es vor, dass eine der Nervenfasern eines Hügels nicht aus dem tiefen Hauptplexus kommt, sondern von einer varicösen Faser stammt, die unter einer benachbarten Endscheibe von der einen markhaltigen Faser derselben abgeht. — (Die meisten dieser varicösen Aeste, die aus einer Hügelfaser in die Umgebung verlaufen, gelangen allerdings an Epithelzellen, siehe S. 22 und Fig. 138.)

Was das Nervenkissen (die Nervenschale, A. Key) anlangt, so besteht dasselbe nach Engelmann aus sehr festem, undeutlich fibrillärem Bindegewebe, das in verdünnten Säuren und Alkalien weniger stark aufschwillt als gewöhnliches fibrilläres Bindegewebe. Nach unten geht es ohne Grenze in das gewöhnliche Bindegewebe der Papille über, während es gegen das Epithel hin scharf und glatt begrenzt ist. Fajersztajn, der diese Verhältnisse zuletzt untersuchte, bestätigt die Schilderung von Engelmann und bezeichnet die obere homogene compacte Zone des Nervenkissens als Basalmembran. Die untere

Zone, in der sich der *Plexus subbasalis* ausbreitet, rechnet er noch zu dem Bindegewebe der übrigen Papille. Holl unterscheidet an dem „Nervenkissen" eine untere und eine obere Schicht; die obere (äusseres Neurospongium oder äussere reticuläre s. granulirte Schicht, Holl) entspricht der Zone des *Plexus subepithelialis*, in der zugleich die verschiedenen basalen Fortsätze der Endscheibenzellen sich verbreiten (Fajersztajn).

Auch unter den Endscheiben des Mundhöhlendaches findet sich das Nervenkissen.

Nervenendigungen. Die Nervenfibrillen, die zwischen die Epithelzellen der Endscheibe eindringen, verhalten sich dort in zweierlei Art: 1. ein Theil von ihnen dringt zwischen den Epithelzellen bis an die Oberfläche der Scheibe und endet dort frei; 2. andere endigen an Zellen der Endscheibe mit besonders gestalteten Endplatten. Diese verschiedenen Endigungen kommen von denselben Nerven, und es stehen nicht etwa die Endigungen je einer Art mit je einem bestimmten markhaltigen Nerven in Verbindung (Bethe).

1. Freie Endigungen an der Oberfläche der Scheibe.

Diese sind von Arnstein, Fajersztajn, Retzius, Niemack und Bethe beschrieben worden. Die Nervenfaser spaltet sich, nach Bethe, ziemlich entfernt von der Peripherie vom Hauptnerven ab und tritt meist senkrecht intercellulär an die Oberfläche, um zwischen zwei Cylinderzellen mit einem langgestreckten Endkolben zu endigen. Die Endanschwellung kann das Epithel um ein Geringes überragen (Niemack, Bethe). Auf Flächenbetrachtungen der Endscheiben finden sich die Endknöpfchen der Nervenfasern in Lücken der Kittsubstanz zwischen den Cylinderzellen (Retzius, Niemack, Bethe). Sie finden sich hier neben den Enden der Stäbchen- und Gabelzellen.

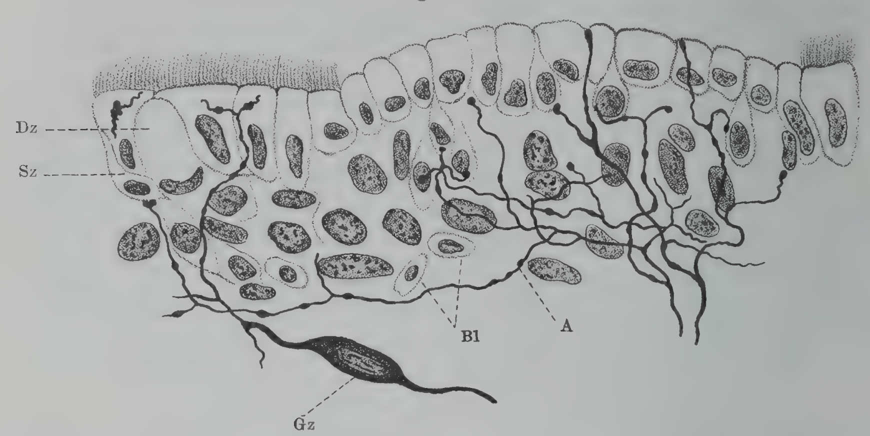
2. Nervenendigungen an Zellen mittelst Endplatten.

Ehrlich hat zuerst (1886) mit Bestimmtheit ausgesprochen, dass die „Geschmacksnerven" mit den „Geschmackszellen" in den Endscheiben des Frosches nicht continuirlich, sondern per contiguitatem verbunden sind, und beschrieb Endigungen der Nervenfibrillen an den Sinneszellen mit scharfen kleinen Knöpfchen. Fajersztajn, Retzius, Niemack und Bethe haben dies durchaus bestätigt, und vor Allen ist es Bethe, der die specielle Art der Endigungen genauer kennen gelehrt hat. Dass die fraglichen Nervenenden in der That zu den Zellen, denen sie anliegen, in einem engeren Verhältniss stehen, geht daraus hervor, dass in Zupfpräparaten an den losgezupften Zellen der Nervenfaden mit der Endplatte meist hängen bleibt. Bethe unterscheidet dreilappige und runde Endplatten.

a) Dreilappige Endplatten. Diese fand Bethe an den Cylinderzellen. Von der Fläche betrachtet zeigen sie eine deutlich kleeblattartige dreilappige Form; der Nerv geht in sie mit kurzer kegelförmiger Verbreiterung über. Wenn mehrere sich an einem Nervenfaden finden, so sitzen sie demselben seitlich an und sind mit ihm durch kurze dicke Stiele verbunden. Der Ansatz der Platten an die Zellen erfolgt in verschiedener Höhe, oft oberhalb des Kernes, aber auch häufig dem Kern gegenüber. Niemals aber legen sich die Platten von unten an die Cylinderzellen an.

b) Runde Endplatten. Runde Endplatten fand Bethe zunächst an den Stäbchenzellen. Sie besitzen die Form von Kugelsegmenten, erscheinen somit von der Fläche rund, von der Seite in Form von Kreisabschnitten. Fast immer setzen sie sich unterhalb des Kernes an die Stäbchenzellen an, da, wo der Zell-


Fig. 138.



Schnitt durch eine Endscheibe und das benachbarte Epithel des Mundhöhlendaches. Nach A. Bethe.

In der Endscheibe sieht man zwei freie Endigungen zwischen den Cylinderzellen und verschiedene Endigungen an Stäbchenzellen.

A Nervenast, der die Papille unter der Endscheibe verlässt, unter dem Epithel hinläuft und sich nach Abgabe von Seitenzweigen an eine tiefgelegene dunkelkernige Epithelzelle (Sz) ansetzt. (Siehe hierzu die Schilderung auf S. 22.)

Dz Drüsenzelle (Becherzelle).

Gz Ganglienzelle des oberflächlichen marklosen Nervenplexus des Mundhöhlendaches. Der von der Ganglienzelle ausgehende Nerv endet an zwei Flimmerzellen ausserhalb der Endscheibe (siehe S. 22).

Bl Blutkörperchen.

körper anfängt, sich nach unten zu verjüngen. — In gleicher Weise endigen Nerven auch an den Gabelzellen mit runden Endplatten. — Eine dritte Art von Zellen, an denen sich die runden Endplatten finden, sind die oben sub 5 genannten Zellen, die gleich unter den Cylinderzellen liegen und vielleicht als in die Tiefe gedrängte Cylinderzellen aufzufassen sind.

Niemack fand Nervenendigungen („mit einer varicösen Anschwellung“) nur an den Stäbchenzellen und hielt daher nur diese für nervöser Natur, im Sinne der früher von Merkel vertretenen Anschauung. Er beschreibt zudem um die Stäbchenzellen einen (in Methylenblau färbbaren) „blauen Mantel“, der die Vermittlerrolle zwischen Zelle und Nerv übernehmen soll. Bethe's Präparate zeigten den Mantel nicht; Bethe hält denselben für die gefärbte Zellmembran, während Kallius (1896) daran denkt, dass er vielleicht durch Zerfall gefärbter Nervenelemente in eine gekörnte Masse entstanden sei. Jedenfalls scheint er keine besondere Wichtigkeit zu besitzen.

Durch die übereinstimmenden Resultate von Retzius, Niemack und Bethe dürfen die Angaben, nach denen die „Geschmackszellen“ in den Endscheiben continuirlich mit Nervenfasern zusammenhängen (wie das für die Riechzellen thatsächlich der Fall ist), als widerlegt betrachtet werden.

Function der Endscheiben.

Die Frage, welche specielle Sinnesempfindung durch die Endscheiben der Mundhöhle des Frosches vermittelt wird, ist noch nicht mit Sicherheit zu beant-

worten. Gegenüber der Annahme, dass es sich um Geschmacksorgane handele (Billroth, Key, Engelmann u. A.), wofür besonders die Localität ihres Vorkommens sprach, ist wiederholt die Vermuthung geäussert worden, dass sie wesentlich Tastorgane seien. Schon Merkel (1880) vermeidet die Bezeichnung Geschmacksscheiben und ersetzt sie durch die indifferentere: Endscheiben. Für die Auffassung der Organe als Tastorgane sprechen sich Krause und Fajersztajn aus; Niemack (1892) hält es für möglich, dass der doppelten Nervenendigung (freie Endigungen und Endigungen an Zellen) auch eine doppelte Function entspreche. Am genauesten hat Bethe (1893) die Frage behandelt, — mit dem Resultat, dass in der That sehr Vieles zu Gunsten der Tastfunction spricht. Zunächst die Art der Nahrung und der Nahrungsaufnahme des Thieres. Der Frosch nimmt fast nur stark cuticularisirte Thiere als Nahrung und schluckt dieselben ganz herunter, ohne sie zu zerkleinern. Kleinere Insecten werden sehr schnell verschluckt, so dass sie kaum mehr als eine Secunde im Maul verbleiben. Von einem „Schmecken“ kann dabei kaum die Rede sein. Experimentell liess sich zeigen, dass verhältnissmässig starke Lösungen von Essig- oder Pikrinsäure nöthig sind, um den Frosch zu Reactionen zu veranlassen, dass aber diese Reactionen auch auftreten, wenn man die genannten Substanzen an Stellen der Mundschleimhaut bringt, wo gar keine Endscheiben vorhanden sind. Zudem treten die Reactionen erst zwei bis drei Secunden nach der Application der Substanzen auf. Auch die Vertheilung der Endscheiben auf der Mundschleimhaut spricht nach Bethe nicht zu Gunsten der Schmeckfunction. Sie stehen am dichtesten an den Rändern der Zunge und des Mundhöhlendaches: hier würden aber gerade Tastorgane sehr werthvoll sein, wenn z. B. ein grösseres Thier ergriffen worden ist, das nicht sofort verschluckt werden kann und erst durch geeignete Bewegungen ganz in die Mundhöhle gebracht werden muss. Dass thatsächlich die Tastempfindungen der Zunge sehr fein sind, erkennt man (Bethe) leicht, wenn man sie an irgend einer Stelle berührt: sofort legen sich reflectorisch die umliegenden Theile an den berührenden Gegenstand an, wie um ihn festzuhalten. Eine feine und gut localisirte Empfindung muss aber die Zunge besitzen, da sie, herausgeschnellt, die Beute gewissermaassen einwickelt (siehe S. 59). — Schliesslich aber setzt Bethe aus einander, dass die specielle Art der Nervenvertheilung am Mundhöhlendach (Viertheilung der einzelnen Nervenfaser, Versorgung jedes Sinneshügels durch zwei Nerven, aber immer verschiedene Nervencombinationen in den einzelnen Hügeln) eine Einrichtung ist, die eine sehr genaue Localisation der Empfindungen gestattet. Da es nun aber für ein Thier nur von Wert sein kann, überhaupt zu schmecken, aber nicht localisirt zu schmecken, so ist auch aus diesem Grunde die Auffassung der Endscheiben (zunächst der des Mundhöhlendaches, aber wohl auch der der Zunge) als Tastorgane wahrscheinlicher. — Auf Grund von Messungen gelangt Bethe zu dem Schluss, dass der Frosch am Rande des Mundhöhlendaches noch Reize in einer Entfernung von 0,28 mm, in der Mitte von 0,49 mm als getrennt empfinden kann.

Nach Bethe's Vorstellung wären die Endscheiben allein im Stande, genau localisirt zu empfinden, während die Endigungen an den tiefen Zellen des umgebenden Epithels, wie schon erwähnt, nur ein diffuses, mangelhaft localisirtes Gefühl vermitteln.

Zur Entwickelung der Endscheiben.

Auf dem primitiven Zungenwulst, der bald nach dem Durchbruch der hinteren Extremitäten der Froschlarven in geringer Entfernung hinter dem Unterkiefer auftritt (F. E. Schulze), finden sich, nach Merkel, einige, meist

zwei, spitze zottenförmige Papillen, welche ebenso, wie die übrigen Papillen der Mundhöhle, mit den larvalen Endknospen (siehe später) ausgestattet sind. Der Zungenwulst ist im Uebrigen mit demselben geschichteten Plattenepithel bedeckt wie die übrige Mundhöhle und lässt noch nichts von den *Papillae filiformes* und *fungiformes* erkennen. Die ersten Andeutungen von Papillen zeigen sich bei Larven, deren Hinterbeine vollkommen entwickelt sind. Auf manchen dieser Papillen beginnt das Epithel sich zu differenciren. Bei Larven gegen Ende der Metamorphose, mit vier Extremitäten, ist die Zunge erheblich grösser geworden, die beiden zottenförmigen Papillen sind verschwunden, und die bleibenden haben sich zu höheren Gebilden entwickelt. Doch sind fast nur *Papillae fungiformes* vorhanden, auf deren Gipfel sich bereits deutlich ausgebildete Endscheiben befinden. Die *Papillae filiformes* sind an vielen Stellen noch gar nicht nachzuweisen, an anderen sind sie unter den *Papillae fungiformes* verdeckt. Beim Grösserwerden der Zunge rücken die letzteren aus einander, und es wird der freibleibende Raum durch die *Papillae filiformes* eingenommen. Am Mundhöhlendache beginnen auch erst gegen Ende der Metamorphose die Endscheiben deutlich zu werden.

Zur Literatur.

Ueber die Endscheiben in der Mundhöhle des Frosches, namentlich die der *Papillae fungiformes*, besteht eine sehr ausgedehnte Literatur, die sich namentlich mit der Frage nach dem letzten Verhalten der Nerven beschäftigt (siehe das Literaturverzeichniss). Durch die moderne Technik der Golgi- und der Methylenblaufärbung ist diese Frage in ein ganz neues Stadium getreten und entgegengesetzt früheren Anschauungen in der erörterten Weise entschieden worden. Der grundlegenden wichtigen Mittheilung von Ehrlich (1886) schliessen sich die Arbeiten von Arnstein (1887), Fajersztajn (1889), Retzius (1892), Niemack (1892), Bethe (1893) an. Dem Letzteren gelang es, principiell wichtige neue oder doch bisher nur unvollständig bekannte Verhältnisse, die Nervenendigungen an Zellen mittelst Endplatten, aufzudecken. Eine bequeme Methode, um mit Hülfe von Methylenblau die Nervenendausbreitung in den *Papillae fungiformes* der lebenden Froschzunge zu demonstriren, beschrieb neuerdings J. Arnold (1900).

3. Intraepitheliale Nervenendigungen und Endknospen in der Mundschleimhaut bei der Froschlarve.

3. Intraepitheliale Nervenendigungen und Endknospen in der Mundschleimhaut bei der Froschlarve.

Auch bei der Froschlarve finden sich in der Mundhöhle freie intraepitheliale Nervenendigungen und besondere Sinnesorgane.

Die freien Nervenendigungen zwischen den Zellen des indifferenten Mundhöhlenepithels sind von O. Strong (1895) dargestellt worden.

Für die Sinnesorgane besteht in functioneller Hinsicht die gleiche Unsicherheit (Geschmacks- oder Tastorgane?) wie bei denen der erwachsenen Frösche. In anatomischer Hinsicht sind sie von den Endscheiben der umgewandelten Frösche verschieden, dagegen besitzen sie Aehnlichkeiten mit den Nervenhügeln der Larvenhaut. Sie sind als Geschmacksknospen von F. E. Schulze (1870) zuerst beschrieben worden; Merkel nennt sie indifferenter Endknospen.

Vertheilung der Endknospen. Die meisten Endknospen stehen einzeln oder zu mehreren auf besonderen kleineren oder grösseren Erhebungen (Papillen) der Mundschleimhaut, und zwar sowohl am Boden wie am Dache, doch finden sie sich verschiedentlich auch zwischen den Papillen. Die genauere Vertheilung der Papillen, die schon Stricker (1849) für provisorische Geschmacksorgane erklärte, ist von F. E. Schulze für Larven von *Pelobates fuscus* festgestellt worden und kann hier übergangen werden.

Bau der Endknospen. Die einzelne Endknospe stellt (F. E. Schulze) ein tonnenförmiges Bündel von langgestreckten Zellen dar, die unter einander parallel und senkrecht zur Bindegewebsgrundlage von dieser bis an die freie Oberfläche des Epithels reichen. Die Knospenzellen sind zweierlei Art: Stäbchenzellen (Sinneszellen) und Stützzellen. Die Stäbchenzellen sind lange fadenförmige Gebilde, die in der Nähe des unteren Endes mit einer spindelförmigen, den Kern enthaltenden Anschwellung versehen sind. Das äussere Ende trägt einen kurzen, leicht conisch zugespitzten Aufsatz. Die Stützzellen sind lange prismatische Zellen von ziemlicher Breite, welche oben quer abgestutzt mit einer dünnen Cuticulardecke sämmtlich in gleichem Niveau enden, unten dagegen in mehrere kurze, unregelmässig zackige Fortsätze auslaufen, mit denen sie in der Bindegewebsgrundlage wurzeln. Die cuticularen Haare der Stäbchenzellen ragen frei über das Niveau der durch die Endflächen sämmtlicher Stützzellen formirten ebenen Oberfläche der ganzen Knospe hervor.

Die Anordnung beider Zellformen innerhalb einer Knospe ist nach F. E. Schulze bei Pelobates so, dass einmal die ganze Randzone der Knospe von Stützzellen gebildet wird, andererseits aber Stützzellen auch innerhalb der Knospe liegen und die Sinneszellen trennen.

Die meisten Knospen bedingen in Folge der Länge ihrer Zellen eine Vorwölbung des Epithels; nur am vordersten Theil des Mundhöhlendaches von Pelobates fand F. E. Schulze (1888) schlanke, aus nur wenigen Zellen bestehende Knospen, die ganz in das Epithel eingesenkt sind und nicht über die Oberfläche desselben hervorragen.

Die Nervenendigungen in den Endknospen der Froschlarven sind mit genügender Sicherheit noch nicht bekannt, doch stellt Retzius auch hier (an den Endknospen der Mundschleimhaut von Tritonlarven) einen continuirlichen Zusammenhang von Zellen und Nerven entschieden in Abrede. Von den Nervenfasern, die zu einer Endknospe aufsteigen, sah Retzius einige sich in der Umgebung derselben verzweigen, andere aber auch in die Knospe eindringen. (An den Endknospen der Fische vermochte v. Lenhossek [1893] nur perigemmale Nervenendigungen festzustellen; die Nervenfasern steigen an der Knospe in deren ganzem Umfang empor und endigen in der Umgebung ihres oberen Poles.)

D. Sensible Nervenendigungen und Sinnesorgane in der Tiefe des Körpers.

D. Sensible Nervenendigungen und Sinnesorgane in der Tiefe des Körpers.

Das Verhalten der Nerven und ihrer Endigungen in den inneren Organen ist, soweit es überhaupt untersucht wurde, bereits bei der Anatomie der einzelnen Organe geschildert worden. Die Nervenendigungen können, wie sich aus diesen Angaben ergiebt, nach ihrer

Localität in zwei Gruppen getheilt werden: Nervenendigungen in Epithelien und im Bindegewebe.

Eine Wiederholung der Angaben über Nervenendigungen in Epithelien kann hier um so mehr unterbleiben, als die etwaigen Beziehungen der Nervenenden zu bestimmten zelligen Elementen vielfach noch unsicher sind, und somit auch über die Natur der Nervenendigungen noch nichts Bestimmtes gesagt werden kann.

Dagegen mögen die Angaben über Nervenendigungen im Bindegewebe hier zusammengestellt und ergänzt werden.

1. Sensible Nervenendigungen im Herzen.

1. Sensible Nervenendigungen im Herzen.

Sensible Nervenendigungen im Herzen — die bei der Anatomie des Herzens noch nicht Erwähnung fanden — sind von Smirnow (1895) im Bindegewebe der Ventrikelwand und des unteren Theiles der Vorhöfe (Stroma der Muskulatur und Epicardium) in diffuser Verbreitung gefunden worden. Sie haben den Charakter von freien Nervenendigungen.

Von den Bidder'schen Atrioventricularganglien (Th. II, S. 269, 270), aber auch von den Nervenstämmchen des Vorhofs- und Ventrikelabschnittes lösen sich markhaltige Nervenfasern ab, aus denen zahlreiche markhaltige und marklose Seitenzweige hervorgehen. Diese Seitenzweige verästeln sich ihrerseits noch wiederholt, wobei die, die anfangs noch markhaltig waren, ihr Mark verlieren. Die so entstandenen marklosen Nervenfasern (auch die Stammfaser löst sich schliesslich in solche auf) gehen in sensible Endbildungen über, d. h. eine jede zerfällt in zahlreiche feinste varicöse Reiserchen, die einer sensiblen Unterlage, einer eigenthümlichen körnigen Masse, auf- oder möglicher Weise eingelagert sind und frei mit Verdickungen endigen.

2. Endknäuel der Lunge.

2. Endknäuel der Lunge.

Die sensiblen Nervenendapparate der Froschlunge, die Smirnow als Nervenendknäuel bezeichnet, und die von diesem sowie von Cuccati genauer untersucht worden sind, wurden schon S. 198 und 199 ausführlich dargestellt. Es sind Endbildungen an markhaltigen Nervenfasern, die dadurch zu Stande kommen, dass die markhaltige Faser marklose terminale Zweigchen abgiebt, die nach vielfacher Theilung in ein Netz feinster varicöser Fibrillen übergehen. Danach würde es sich hier nicht um freie Endigungen, sondern um ein Endnetz handeln.

3. Endbäume der Harnblase.

3. Endbäume der Harnblase.

Im subepithelialen Bindegewebe der Harnblase finden sich sensible Nervenendapparate, die Endbäume, die von Ehrlich zuerst entdeckt und dann besonders von Grünstein untersucht wurden.

Jeder Endbaum geht aus successiver Theilung einer Nervenfaser hervor; seine einzelnen Terminalfasern enden frei mit endständigen Knöpfen. Genaueres siehe Theil III, S. 274.

4. Sensible Nervenendigungen in den Muskeln.

4. Sensible Nervenendigungen in den Muskeln.

Aus dem *M. cutaneus pectoris* des Frosches sind Nervenendigungen bekannt, die als sensibel aufgefasst werden. Nach Kölliker's Darstellung (1889) zweigen sich mehrere sensible Fasern von dem Nervenstamme des Muskels ab und verbreiten sich über den ganzen Muskel auch an den Stellen, wo Muskelnerven gänzlich fehlen. Manchmal liess sich nachweisen, dass die sensiblen Fasern alle aus einer einzigen Stammfaser entsprangen. Die Fasern sind markhaltig, verlieren aber bei der weiteren Theilung ihr Mark und lösen sich schliesslich in ungemein feine Fäden auf, die frei endigen. Die meisten Endigungen finden sich an der ventralen (der Haut zugekehrten) Fläche des Muskels, unter der dünnen Fascie, die hier den Muskel bedeckt. Nur wenige Zweige der sensiblen Stämmchen begeben sich zur tiefen (dorsalen) Fläche des Muskels; keiner scheint sich zwischen den Muskelfasern selbst zu verästeln.

Ausser Kölliker haben Reichert, Odenius, Sachs, Tschirief die sensiblen Nervenenden im Brusthautmuskel des Frosches verfolgt (siehe Literaturverzeichniss und die Besprechung der Angaben in Kölliker's Handbuch).

Muskelspindeln. In diesem Zusammenhange ist auch kurz der Muskelspindeln zu gedenken, die, von Kölliker 1862 entdeckt, von Kerschner wohl mit Recht als sensible Endorgane der Muskeln aufgefasst werden.

Sie bestehen beim Frosch (nach Kölliker, 1889) aus 3—7—11 sehr feinen Muskelfasern (Weismann'schen Fasern), die ebenso lang sind wie die anderen Muskelfasern und an einer Stelle durch Bindegewebe und eine herantretende Nervenfaser zusammengefasst werden, so dass hier eine spindelförmige Anschwellung entsteht. Im Bereich des Spindel-Aequators liegen in jeder Faser zahlreiche Kerne, eingebettet in eine granulierte Substanz. An jede Muskelspindel tritt (Dogiel 1890) eine markhaltige Nervenfaser heran, die sich in einer gewissen Länge auf der Oberfläche der Spindel hinzieht oder dieselbe spiralig umwindet und dann ihre Scheiden verliert. Die Schwann'sche Scheide verschmilzt mit der Spindelhülle. (Manchmal erfolgt vor dem Verlust der Scheiden ein Zerfall der Faser in mehrere.) Der nackte Axencylinder zerfällt unter der Spindelhülle in etliche dünne Aestchen, die nach kurzem Verlauf sich in eine Menge von allerfeinsten varicösen Nervenfibrillen theilen, die sich über die Oberfläche der Spindel hinranken. Die Endnervenfädchen liegen gewöhnlich nahe bei einander; ihre varicösen Verdickungen besitzen eine verschiedene Grösse. Mit Methylenblau gefärbte Präparate lassen daher eine Längsstreifung der Spindel sowie eine blaue Körnung der Oberfläche erkennen. Der soeben geschilderte nervöse Endapparat der Muskelspindel wird von Kerschner für sensibel erklärt, und die ganze Spindel als complicirtes sensibles Endorgan gedeutet, das dem Muskelsinne dienen dürfte. Die meisten neueren Autoren schliessen sich dieser Ansicht an; Baum

(1900) meint speziell, dass sie dem Kraftsinn dienen. Er fand sie beim Frosch in den Oberschenkelmuskeln, den kleinen Zehenmuskeln und den Kaumuskeln, aber nicht im Depressor mandibulae, also nur in Muskeln, die variable Widerstände zu überwinden haben. Von anderen Seiten wurden die Muskelspindeln (Muskelknospen, Kölliker'sche Organe, umschnürte Bündel, neuromuskuläre Stämmchen) als Gebilde aufgefasst, die mit der Neubildung von Muskelfasern in Verbindung stehen. Neuerdings wurden auch motorische Nerven für die Spindel-Muskelfasern beschrieben.

5. Sensible Nervenendigungen in den Sehnen.

5. Sensible Nervenendigungen in den Sehnen.

Rollet hat wohl zuerst beobachtet, dass der *M. coracoradialis* des Frosches einen eigenen Sehnennerven erhält; Sachs (1875) bestätigte dies und fand zudem das gleiche Verhalten auch am *M. semitendinosus.* In die Sehne eines jeden der beiden genannten Muskeln dringt ein besonderer Nerv, der mit den Nerven des Muskels selbst in keiner Verbindung steht. Alle übrigen Sehnen des Frosches wurden von Sachs sowie von te Gempt (1877) erfolglos auf Sehnennerven untersucht.

Im *M. coracoradialis* erstreckt sich das nervenhaltige Gebiet der Sehne von der Insertion bis zur Mitte. Bei seinem Eintritt in die Sehne verzweigt sich der Nerv vielfach, und die Theiläste bilden durch Faseraustausch einen markhaltigen Plexus (Rollet, Ciaccio). Aus diesem Plexus gehen marklose Fasern hervor, die mit sensiblen Endplatten in Form von Endbüscheln (*touffes nerveuses finales*, Ciaccio; Endschollen, Rollet) enden. Die Endbüschel finden sich im Innern der Sehne regellos verstreut und sind von verschiedener Grösse, im Allgemeinen länglich gestaltet. Sie liegen zwischen den primären Sehnenbündeln und bestehen aus einer büschelförmigen Anhäufung feiner varicöser Fasern, von denen die meisten sogar in die primären Sehnenbündel dringen, dort längs verlaufen und wahrscheinlich frei endigen. Kerne oder granulirte Massen (wie an den motorischen Endplatten) kommen an den sensiblen Endplatten der Sehne nicht vor.

Ueber das gleiche Object, die sensiblen Nervenendplatten in den Froschsehnen (*M. coracoradialis* und *M. semitendinosus*), liegen noch andere Untersuchungen vor (Rollet, Sachs, te Gempt, Golgi, Smirnow, Pansini, Buchalow), deren Resultate nicht ganz gleichlautend sind, von denen aber die neuesten (soweit sie mir zugänglich waren) im Princip zu demselben Schlusse kommen, wie die von Ciaccio, dessen Angaben ich oben gefolgt bin: Auslaufen der Nervenfasern in Endbüschel mit freier Endigung der einzelnen Fibrillen. Endkolben, wie sie Sachs in zwei Fällen im Coracoradialis gefunden hat, sind seitdem nicht bestätigt worden.

6. Loewe'sche Körperchen (Gelenknervenkörperchen?)

6. Loewe'sche Körperchen (Gelenknervenkörperchen?)

In dem Bindegewebe, das die Beugesehnen der Handwurzel bedeckt, sowie an den Fingergelenken finden sich nach L. Loewe (1879) hin und wieder, immerhin aber selten, spindelförmige Körperchen mit

zwei in das umgebende Gewebe übergehenden Stielen. Die Körperchen selbst besitzen faserige Structur, nur in der Mitte der Längsaxe der Spindel sind sechs bis acht Kerne hinter einander gestellt. Einzelne Nervenfasern konnte Loewe bis dicht an das Körperchen verfolgen. Loewe hält es für wahrscheinlich, dass die genannten Körperchen nervöse Endorgane sind, vielleicht eine Abart von Gelenknervenkörperchen, die der Tastempfindung dienen. Eine Neuuntersuchung der fraglichen Körperchen scheint seitdem nicht erfolgt zu sein.

E. Das Geruchsorgan.

E. Das Geruchsorgan.

1. Uebersicht.

1. Uebersicht.

Das Geruchsorgan, repräsentirt durch die Riechschleimhaut, deren Epithelzellen, die Riechzellen, in continuirlicher Verbindung mit den Fasern des Riechnerven stehen, ist eingelagert in die Nasenhöhle. Diese erfüllt aber beim Frosch, wie bei den luftathmenden Wirbelthieren überhaupt, noch eine zweite Aufgabe: nämlich die, als Zu- und Ausleitungsrohr für die Athemluft zu dienen. Sie dient der respiratorischen Function bei den Fröschen sogar in ganz besonders hohem Grade, da hier die Respiration nach einem ganz eigenartigen Mechanismus ausschliesslich durch die Nasenhöhle in der oben (S. 200 u. ff.) geschilderten Weise erfolgt.

Dieser Doppelfunction entsprechend besitzt die Nasenhöhle Einrichtungen zweierlei Art: solche, die als Anpassungen an die Leistungen des Geruchsorganes, und solche, die als Anpassungen an den Respirationsvorgang verstanden werden müssen. Soweit die Schleimhaut mit den Ausbreitungen des Riechnerven, d. h. mit Riechepithel bedeckt ist, erfüllt sie die Riechfunction; in ausgedehnten Gebieten fehlt aber das Riechepithel und wird durch indifferentes Epithel ersetzt. Die letzteren Raumabschnitte fungiren somit nur als zu- und ableitende Wege für die In- und Exspirationsluft, sie stehen dadurch aber nicht nur im Dienste der Respiration, sondern auch im Dienste des Geruchsorganes selbst, dem sie die Luft zuführen.

Vielfach werden in der Nasenhöhle des Frosches zwei Abschnitte, eine *Pars olfactoria* und eine *Pars respiratoria*, unterschieden. Diese Unterscheidung ist aber ganz widersinnig und unzweckmässig, weil mit den thatsächlichen Verhältnissen nicht im Einklang stehend. Denn es kann keine Frage sein, dass der Hauptraum der Nasenhöhle (das *Cavum principale*), der fast ganz mit Riechepithel ausgekleidet ist, zugleich auch den hauptsächlichsten und wichtigsten Weg

für die Respirationsluft darstellt, so dass es unberechtigt ist, ihn nur als *Pars olfactoria* zu bezeichnen und seine wichtige respiratorische Rolle ganz zu vernachlässigen. Andererseits kommt dem Theil, der als *Pars respiratoria* bezeichnet wird, bei dem Athmungsvorgang zwar, soweit sich vermuthen lässt, eine sehr wichtige Rolle zu, daneben scheint aber eine besondere Bedeutung noch darin zu liegen, die Exspirationsluft zu einem besonderen kleinen Gebiet der Riechschleimhaut zu leiten, das von dem Hauptheil der Riechschleimhaut abgetrennt ist und an einer ganz anderen Stelle liegt (*Recessus medialis cavi inferioris*, *Organon vomeronasale*, Jacobson'sches Organ). Es steht somit dieser Abschnitt der Nasenhöhle auch im Dienste der Riechfunction, und seine Bezeichnung als *Pars respiratoria* ist ebenfalls nicht erschöpfend. Die Bezeichnungen *Pars olfactoria* und *Pars respiratoria* sind somit für die Nasenhöhle des Frosches nicht anwendbar; man kann sie nicht einmal für die verschiedenen Schleimhautbezirke anwenden, da ein „respiratorisches Epithel" in der Nasenhöhle nicht vorkommt. Ebenfalls nicht einwandfrei, aber doch wegen ihrer Bequemlichkeit recht brauchbar ist die Unterscheidung einer Haupt- und einer Neben-Nasenhöhle (Seydel, Mihalkovics), die theils auf formalen und Grössenunterschieden, theils darauf beruht, dass die Haupthöhle zum grössten Theil mit Riechepithel ausgekleidet ist und somit den wichtigsten olfactorischen Abschnitt darstellt, während die Nebenhöhle nur an einer ganz beschränkten Stelle Riechepithel, sonst aber überall indifferentes Epithel trägt.

Aus dem Gesagten ergiebt sich übrigens auch schon, dass die Nasenhöhle des Frosches, so sehr sie auch im Dienste der Respiration steht, doch auch fast überall noch der Riechfunction dient; sie steht zudem noch auf dem Zustande der „primitiven Nasenhöhle" und besitzt noch keinen nennenswerthen Zuschlag von der Mundhöhle, wie er bei den höheren Vertebraten durch Ausbildung des Oberkiefergaumens hinzukommt. Damit mag es motivirt sein, dass sie erst hier unter den Sinnesorganen behandelt wird.

2. Das Höhlensystem der Nase.

2. Das Höhlensystem der Nase (Cavum nasi).

Es bestehen zwei Nasenhöhlen, eine rechte und eine linke, die in ihrer ganzen Länge durch eine mediane Scheidewand, das *Septum nasi*, von einander getrennt werden. Eine jede besitzt zwei Hauptöffnungen: die *Apertura nasalis externa*, die auf der Dorsalfläche des Kopfes in kurzer Entfernung hinter der Spitze desselben liegt, und die Choane (*Apertura nasalis interna*), die sich in die Mundhöhle am vordersten Theil des Munddaches öffnet. Beide Nasenhöhlen liegen mit ihren medialen Partieen durchaus vor dem *Cavum cranii*; ihre hinteren Hälften dehnen sich aber auch lateralwärts über das Gebiet des *Cavum cranii* hinweg aus und liegen mit diesen seitlichen Abschnitten vor den Augen. Die Nasenhöhlen reichen nicht ganz bis zur Spitze des Kopfes; vor der Vorderwand der Nasenkapsel, in die sie eingeschlossen sind, findet sich noch der massige Körper der Intermaxillardrüse, dem vorn der aufsteigende Ast des Zwischenkiefers anliegt.

Gegen den Hohlraum hin ist jede Nasenhöhle von einer Schleim-

haut ausgekleidet, die an verschiedenen Stellen verschiedene Dicke besitzt. Sie modificirt dadurch auch ihrerseits noch etwas die Configuration des Raumsystemes, das in seinen Grundzügen durch die umgebenden Skelet- und Weichtheile hergestellt wird. An diese legt sich die Schleimhaut an.

Es ist zunächst das Raumsystem zu betrachten, das die mit der Schleimhaut ausgekleidete Nasenhöhle darbietet.

Das *Cavum nasi* erstreckt sich in der Hauptsache, wie gesagt, von der *Apertura nasalis externa* bis zur Choane, doch bestehen blind geschlossene Fortsetzungen sowohl vorne wie hinten. An dem gesammten Raumsystem lassen sich zunächst zwei sehr ungleiche Abschnitte unterscheiden: ein hinterer, der in sagittaler Richtung bei Weitem ausgedehnter (etwa vier Fünftel bis fünf Sechstel der ganzen Länge betragend) und zugleich viel einfacher ist, und ein vorderer viel kürzerer aber complicirterer. Hinten besteht eigentlich nur ein in transversaler Richtung sehr ausgedehnter Raum, der in seiner Form die Form des Froschkopfes wiederholt: er besitzt also ausser der septalen Wand noch einen Boden, der dem Mundhöhlendach ziemlich parallel verläuft, eine Decke und eine Seitenwand. Letztere ist aber, eben der Form des Kopfes entsprechend, sehr schräg gelagert, so dass sie aussen mit dem Boden unter sehr spitzem, innen mit der Decke unter sehr stumpfem Winkel — die beide abgerundet sind — zusammenstösst. Durch eine von dieser schrägen Seitenwand herabhängende Falte wird dieser grosse Raum in drei neben einander herziehende Theile unvollkommen zerlegt. Dagegen liegen im vorderen Abschnitt der Nasenhöhle drei Räume über einander, alle von geringerer transversaler Ausdehnung als der hintere Raum.

Der Gegensatz zwischen einem hinteren sagittal und transversal ausgedehnteren aber einfacheren, und einem vorderen kürzeren und schmäleren aber complicirteren Abschnitt kommt schon in der Configuration des Nasenskelets zum Ausdruck. Dieser Gegensatz ist jedoch nicht geeignet, um als Grundlage für eine Eintheilung des gesammten Raumsystemes zu dienen. Hierfür ist vielmehr in erster Linie das Verhalten des Epithels von Bedeutung. Durch die fast allseitige Auskleidung mit Riechepithel wird ein durch die ganze Länge der Nasenhöhle sich erstreckender Raumabschnitt als Hauptraum, *Cavum principale* (*Cavum superius*) unterscheidbar, dem dann das ganze übrige Raumsystem als Nebennasenhöhle gegenübergestellt werden kann. Auch die Räumlichkeiten der

Nebennasenhöhle erstrecken sich durch die Länge der ganzen Nasenhöhle von vorn nach hinten; im hinteren grösseren Abschnitte liegen sie lateral vom Hauptraum, vorn schieben sie sich auch medialwärts unter denselben herunter, ein *Cavum medium* und ein *Cavum inferius* bildend.

Nach dieser allgemeinen Orientirung sind die Räume im Speciellen zu betrachten.

Die *Apertura nasalis externa* besitzt im geöffneten Zustande eine ovale Form; ihr längster Durchmesser verläuft schräg von vorn und medial nach hinten und lateral. In geschlossenem Zustande wird sie zu einer linearen Rinne, die eine leichte nach aussen gekehrte Concavität zeigt. Der mediale Rand der Apertur ist fest und unveränderlich, er erhält durch den freien Rand des *Tectum nasi* und des vordersten Endes der *Cartilago obliqua* eine Stütze; der laterale Rand ist beweglich und verändert seine Form und Stellung mit den Bewegungen des Nasenflügelknorpels. Es lassen sich zwei Theile des lateralen Randes unterscheiden, ein vorderer und ein hinterer. Der vordere enthält die *Cartilago alaris* eingelagert und wird durch diese resistenter; der hintere, in den der Nasenflügelknorpel nicht mehr hineinreicht, springt in Form eines weichen Wulstes nach innen vor. Letzterer setzt sich ventralwärts an der lateralen Wand des Vestibulums weit fort, seine Dorsalfläche besitzt die Farbe der äusseren Haut. Die Bedeutung des Wulstes wird noch erörtert werden.

Am hinteren Winkel der *Apertura externa* sitzt ein kleiner solider fingerförmiger Hautwulst von unbekannter Bedeutung.

Durch die *Apertura externa* hindurch gelangt man zunächst in einen kleinen Vorraum, ein *Vestibulum nasi*, das medial- und ventralwärts in zwei Räume der Nasenhöhle, das *Cavum principale*, und das *Infundibulum*, führt (Fig. 140). Auch an dem Vestibulum lassen sich, wie an der *Apertura externa*, eine vordere und eine hintere Hälfte unterscheiden. Die vordere besitzt eine sehr geringe Tiefe in dorso-ventraler Richtung und führt direct in die beiden oben genannten Räume hinein; die hintere hat die Form einer flachen Nische, die medial- und ventralwärts gegen die Nasenhöhle durch eine von hinten her vorspringende, in der Hauptsache verticale Platte, die *Plica obliqua* (Bruner, 1901), getrennt wird. Die Ebene dieser Platte oder Falte steht etwas schräg, so dass ihre laterale Fläche zugleich etwas dorsalwärts blickt; sie hört mit einem vorderen freien Rande auf, der schräg von ventral, lateral und hinten nach dorsal,

medial und etwas nach vorn aufsteigt. Erst längs dieses vorderen freien Randes der *Plica obliqua* gelangt man aus dem hinteren nischenförmigen Theil des Vestibulums in das Innere der Nasenhöhle. — Die laterale Wand des Vestibulums erhält in ihrer vorderen Hälfte durch die *Cartilago alaris* eine Stütze; die hintere Hälfte ist ohne Skeleteinlagerung, hier wölbt sich aber der schon erwähnte, in seiner Grundlage nur bindegewebige Wulst gegen den hinteren nischenförmigen Theil des Vestibulums vor. Der Wulst ist von unten und hinten her gewissermaassen unterminirt durch den *Recessus sacciformis*, der hinten in die Vestibularnische übergeht, medial- und ventralwärts mit dem Infundibulum und dem *Cavum medium* zusammenhängt.

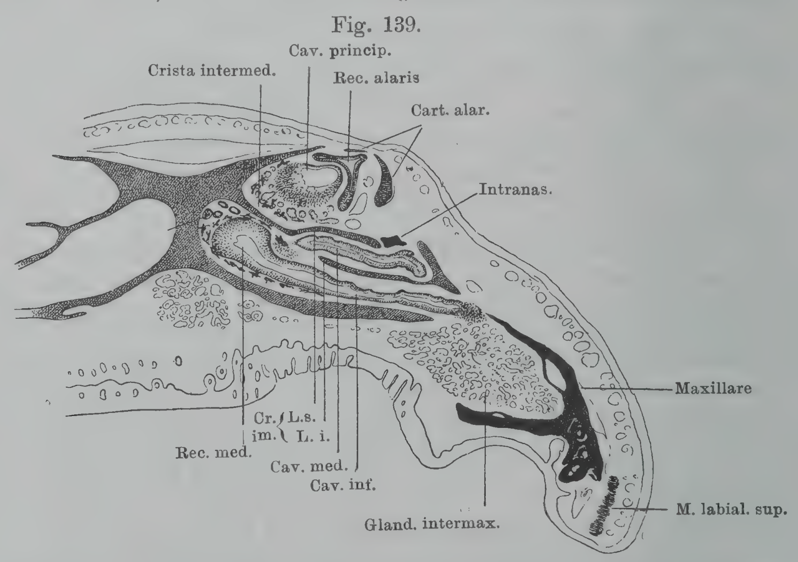
Am lebenden Frosch lässt sich mit der Lupe durch die *Apertura externa* hindurch die *Plica obliqua* gut erkennen, ebenso der laterale Wandwulst. Bei Schluss der Apertur beobachtet man ein verschiedenes Verhalten der vorderen und der hinteren Hälfte des lateralen Aperturrandes und der ganzen lateralen Vestibulumwand. Die vordere, durch die *Cartilago alaris* gefestigte Hälfte wird von aussen vorn nach innen hinten gedrückt (durch den Zwischenkiefer s. S. 203). Sie macht dabei nicht nur eine Drehung um die medial gelegene Wurzel der *Cartilago alaris* durch, sondern wird in toto gegen den medialen Umfang der Apertur gepresst, so dass sie auch die entsprechende Krümmung, nach einwärts und hinten convex, annimmt. Ganz anders der weiche Wulst der hinteren Hälfte. Auch dieser wird nach einwärts, gegen den medialen Umfang der Apertur, gedrückt; dabei quillt der Wulst aber etwas nach vorn vor: offenbar wird er gegen die Platte der *Plica obliqua* angepresst, comprimirt und schiebt sich in Folge dessen längs der glatten Aussenfläche der Plica nach vorn vor. Die Bedeutung der *Plica obliqua* dürfte somit darin zu sehen sein, dass sie eine elastische, etwas nachgiebige Platte darstellt, an die sich der laterale Wandwulst breit andrücken kann — wodurch dann ein fester Verschluss des Vestibulums erreicht wird. Durch zwei glatte Muskeln, *M. lateralis* und *M. medialis narium*, kann die Spannung der Falte erhöht werden: beide strahlen in sie ein. — Entsprechend der Configuration des Vestibulums ist bei dem gewöhnlichen halboffenen Zustand der *Apertura externa* das Innere der Nasenhöhle (*Cavum principale* und Infundibulum) nur durch den vorderen Theil der Apertur weit zugänglich, während der hintere Theil, zwischen der *Plica obliqua* und dem lateralen Wandwulst, nur einen engen Spalt darstellt. Bei starker Oeffnung der Apertur dagegen (am Anfang des Respirationsactes, wenn der Zwischenkiefer durch den Unterkiefer unter der Wirkung des *M. geniohyoideus* zurückgezogen wird) wird auch dieser Theil der Apertur und des Vestibulums sehr weit: der laterale Wandwulst entfernt sich nach vorn und aussen. Die Luft kann dann auch von dem hinteren Theil des Vestibulums aus durch den *Recessus sacciformis* in das Infundibulum einströmen. Der schlaffe Recessus wird eine sehr beträchtliche Entfernung der lateralen Wand des Vestibulums nach vorn hin, d. h. eine sehr starke Erweiterung der *Apertura externa* und des Vestibulums, gestatten und dürfte in den genannten Momenten seine Erklärung finden (s. auch Infundibulum und *Cavum medium*). Dadurch, dass an seinem caudalen und lateralen Umfang, ebenso wie am ganzen hinteren Umfang des Vestibulums, die Fasern des *M. lateralis narium* ansetzen, werden diese Wände fixirt und die weite Oeffnung der Räume garantirt.

Das *Cavum principale* oder *superius*, der Hauptraum der Nasenhöhle, dehnt sich neben dem Septum nach hinten hin aus; über die Einmündung des Vestibulums hinaus nach vorn setzt es sich als oberer Blindsack (Born), über das Choanengebiet hinaus nach hinten als nicht unbeträchtlicher hinterer Blindsack fort. Die mediale Wand des Cavums entfernt sich nach vorn hin ziemlich beträchtlich von der Mittellinie: theils wird sie durch die dicke mediale Nasendrüse, theils durch die Dicke des Septums lateralwärts gedrängt. Im hinteren Nasengebiet nimmt das *Cavum principale* die ganze Höhe des Raumes der Nasenkapsel ein, im vorderen dagegen nur die dorsale Hälfte, so dass ventral von ihm Platz für zwei andere Räume, das *Cavum medium* und das *Cavum inferius* bleibt. Der Uebergang erfolgt an der Grenze des vorderen und des hinteren Abschnittes der Nasenhöhle (d. h. etwa auf der Grenze des vordersten und des zweiten Fünftels der Gesammtlänge) ziemlich schroff: der Boden des Cavums fällt also hier von vorn nach hinten steil ab: *Clivus* des Cav. principale.

Figg. 139 bis 145.

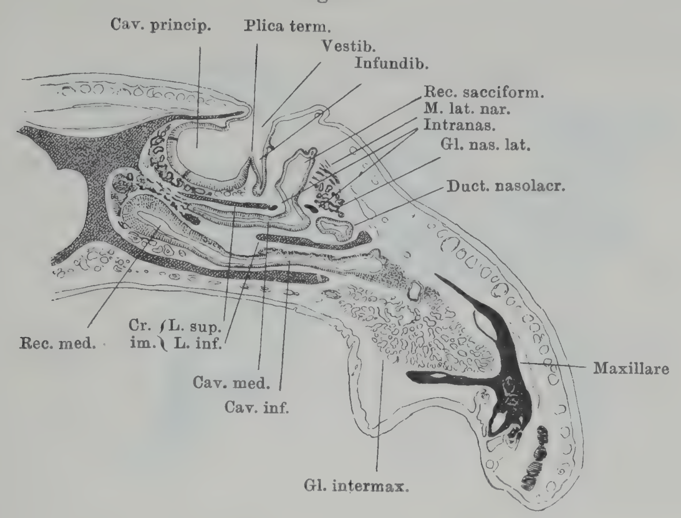
Querschnitte durch die linke Hälfte der Nasengegend einer 5 cm langen Rana esculenta. Die Schnitte entstammen derselben Serie; die Schnittrichtung ist nicht genau quer, sondern so, dass die lateralen Theile zugleich etwas weiter caudal getroffen sind. Die Figuren geben die Bilder der hinteren Schnittflächen von vorn wieder; Einzelheiten sind fortgelassen. Vergrösserung ca. 14 mal.

Fig. 139.



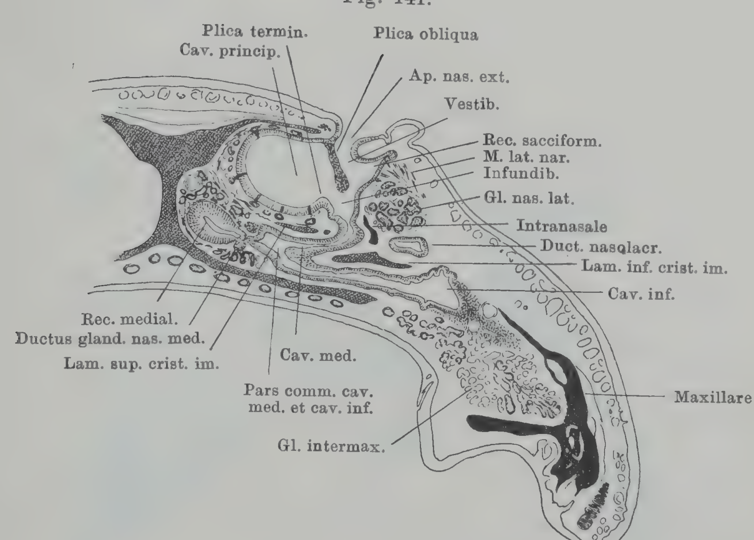
Schnitt dicht vor der Apertura nasalis externa. Auf der rechten Seite ist noch die Bifurcationsstelle der Crista intermedia und der Beginn der Cartilago praenasalis inferior getroffen. Bezüglich des M. labialis superior s. S. 18.

Fig. 140.



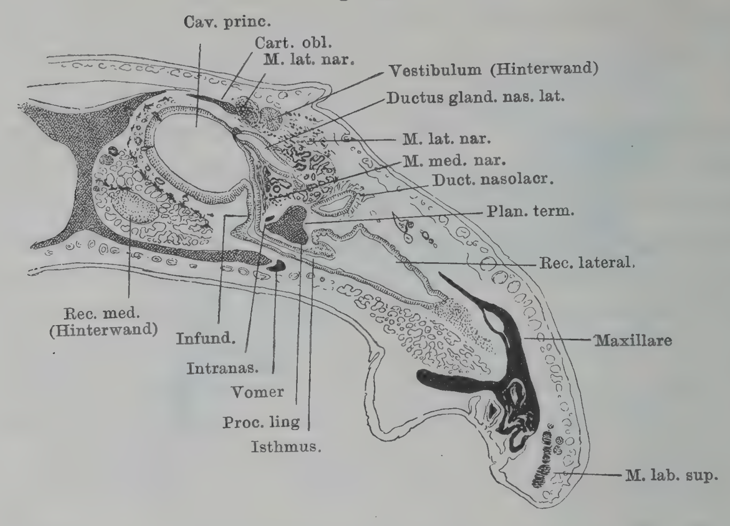
Schnitt etwa durch die Mitte der Apertura nasalis externa. Ausstrahlung des M. lateralis narium an die Wand des Recessus sacciformis.

Fig. 141.



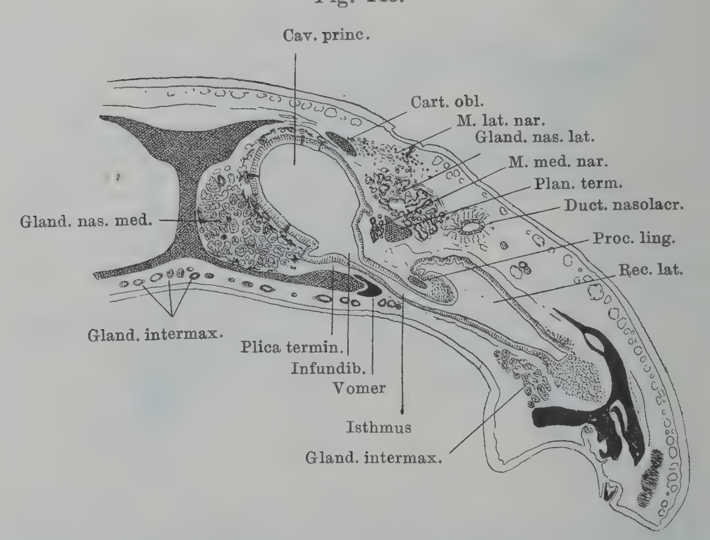
Schnitt durch den hintersten Theil der Apertura nasalis externa. Hinterer nischenförmiger Theil des Vestibulums, Plica obliqua, Mündung des Recessus sacciformis in die Communicationsspalte zwischen Vestibulum und Infundibulum. Uebergang des Cavum medium in das Cavum inferius; Einmündung der medialen Nasendrüse in die Ventralwand des unteren Blindsacks, an der Grenze des Recessus medialis.

Fig. 142.



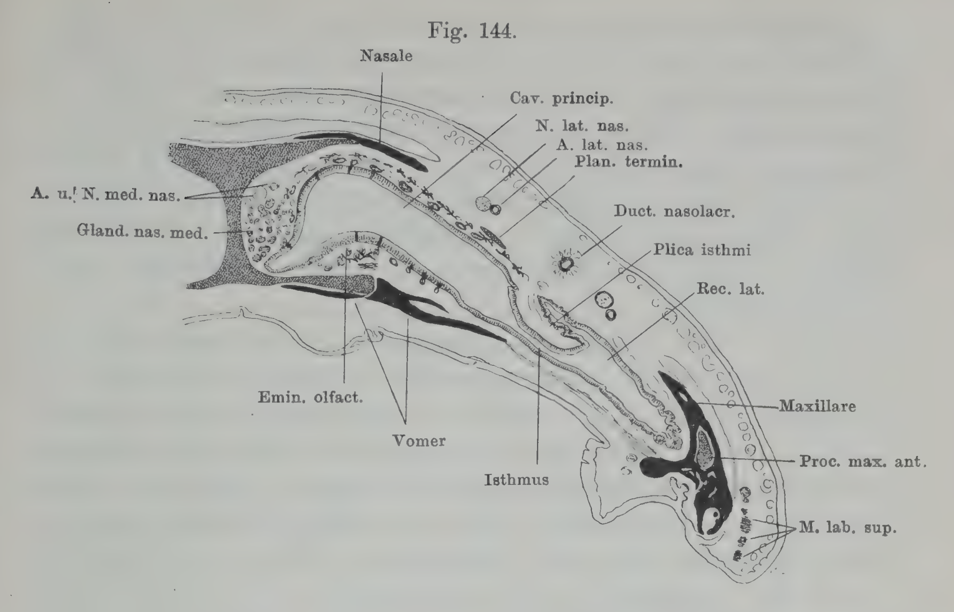
Schnitt durch den vordersten Theil des hinteren Abschnittes der Nasenhöhle. Das Cavum principale ist da getroffen, wo sein Boden über den Körper der medialen Nasendrüse hinweg caudalwärts abfällt (Clivus).

Fig. 143.



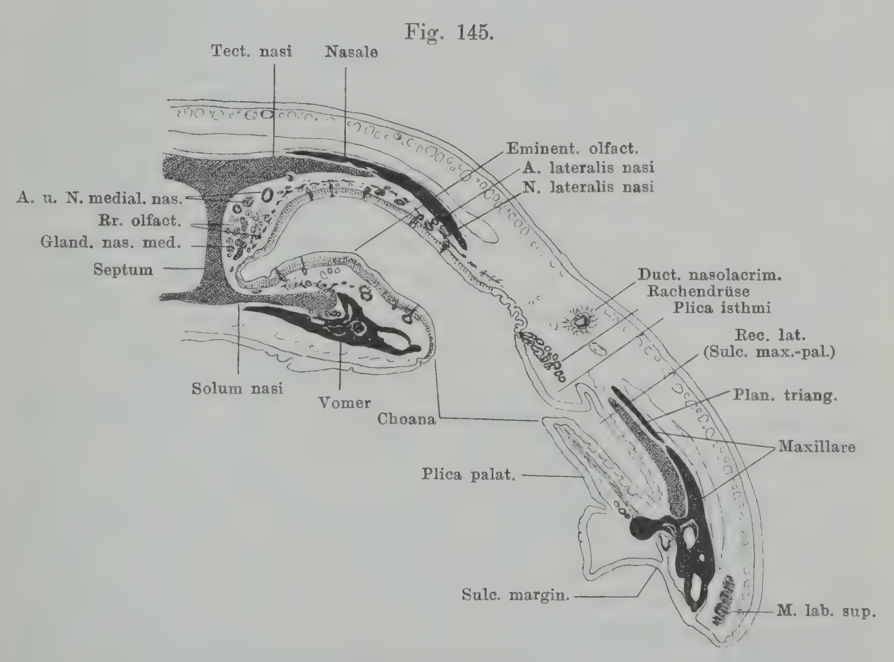
Schnitt nur wenig weiter caudal gelegen als Fig. 142, noch vor der Eminentia olfactoria. Das Infundibulum und die Plica terminalis sind nur noch angedeutet.

Fig. 144.



Schnitt durch den hinteren Theil der Nasenhöhle vor der Choane.

Fig. 145.



Schnitt durch die Choane.

Als schematische Grundform des Querschnittes des *Cavum principale* muss eine vierseitige angenommen werden; die Seiten sind als basale, mediale, dorsale, laterale zu bezeichnen. Die bedeutendste Störung dieser Form wird durch die laterale Wand bedingt, die in der ganzen hinteren Hälfte des Cavums sehr stark geneigt ist, so dass sie lateral- und dorsalwärts blickt und mit der Basis des Raumes einen spitzen Winkel bildet. Durch Abrundung der Winkel und wulstige Vorsprünge der Wände werden weitere Alterationen jener Grundform bedingt.

Der vordere hochgelegene Theil des *Cavum principale*, der zugleich in transversaler Richtung weniger ausgedehnt ist als der hintere Theil, besitzt einen rundlichen Querschnitt; in seinen lateral-dorsalen Umfang öffnen sich das Vestibulum und das Infundibulum. Das Infundibulum begleitet den hoch gelegenen Theil des *Cavum principale* an dessen lateraler Seite, von ihm unvollkommen getrennt durch eine von ventral her vorspringende Falte, die *Plica terminalis*, die mit dorsalem freiem Rande aufhört. Ueber diesem freien Rande communicirt das Infundibulum mit dem *Cavum superius*. Auf der Grenze des vorderen und des hinteren Abschnittes der Nasenhöhle verstreicht die *Plica terminalis*, und damit hört das Infundibulum als selbstständiger Raum zu existiren auf, es geht in dem *Cavum principale* auf (Fig. 143). — Der hintere Abschnitt des *Cavum principale* besitzt Anfangs (vorn, d. h. hinter dem *Clivus*) einen ovalen Querschnitt (die Spitze ventral-lateralwärts gerichtet, Fig. 143), weiter hinten wird dieser sichelförmig (dorsalwärts convex), weil sich vom Boden aus ein hoher Schleimhautwulst, der Riechhügel oder die *Eminentia olfactoria* (Mihalkovics) erhebt, der sich auch neben dem medialen Rande der Choane bis hinter dieselbe ausdehnt (Figg. 144, 145). — Der hintere Abschnitt des *Cavum principale* communicirt, da das Infundibulum in ihm aufgegangen ist, direct mit dem *Cavum inferius*, das an seinen lateral-ventralen Umfang sich anschliesst. Die Communicationsspalte liegt dicht über dem Boden: der Boden des *Cavum principale* geht also ohne Unterbrechung in den des *Cavum inferius* (und zwar des Isthmus desselben) über, und nur die von lateral und dorsal her in die Nasenhöhle vorspringende *Plica isthmi* giebt die Grenze beider Räume an (Figg. 143, 144). Diese *Plica isthmi*, die vorn an der Grenze des vorderen und des hinteren Nasenhöhlenabschnittes beginnt und hinten im Choanengebiet endet, läuft schräg von vorn medial nach hinten lateral, so dass das *Cavum*

principale nach hinten hin an transversalem Durchmesser zunimmt. (Ueber die *Plica isthmi* s. später.)

Die sehr breite Choane schneidet auch von aussen her in den Boden des *Cavum principale* ein (Fig. 145), hinter ihr folgt dann als Abschluss dieses Cavums noch der hintere Blindsack, der Anfangs von quer ovalem, weiter hinten von rundlichem Querschnitt ist und sich so, allmählich enger werdend, noch recht beträchtlich weit fortsetzt, in die vordere Höhlung des *Os ethmoideum* eingeschlossen. Eine Strecke weit setzt sich die *Eminentia olfactoria* noch in ihn fort und gestaltet seinen Querschnitt sichelförmig.

Die Decke und die mediale Wand des *Cavum principale* sind in ganzer Länge undurchbrochen, der Boden ist nur hinten durch die Choane etwas ausgeschnitten, doch bleibt zwischen dem medialen Rande derselben und der medialen Wand des Cavums noch ein breiter, undurchbrochener Bodentheil (mit dem Riechhügel); vorn und hinten schliesst der Raum blind ab und es ist somit nur sein lateraler Umfang, an dem eine Communication mit dem Raumsystem der Nebennasenhöhle besteht, vorn mit dem Infundibulum, hinten mit dem Isthmus.

Die Schleimhaut des *Cavum principale*, die stark pigmentirt und zum grössten Theil (basal, medial, dorsal) mit Riechepithel bedeckt ist, legt sich theils an Skeletgebilde, theils an Weichtheile an. Der hinterste Theil des hinteren Blindsackes ist in das Ethmoideum eingebettet, vor diesem erhält der Blindsack durch die Wände der Knorpelkapsel einen hinteren, basalen, medialen, dorsalen und lateralen Abschluss; der Boden wird durch den Vomer ergänzt. Die Schleimhaut kommt den Skeletwandungen sehr nahe und wird nur, besonders medial und dorsal, durch die dicken Bündel des Olfactorius etwas weiter von ihnen getrennt. Im übrigen Bereich der hinteren Hälfte des *Cavum principale* ruht die Schleimhaut basal auf dem knorpeligen Nasenboden (medial) und dem Vomer (lateral); die Grenze zwischen beiden entspricht etwa der Mitte der *Eminentia olfactoria* (Fig. 144). Dem Septum liegt die Schleimhaut im Gebiet des hinteren Blindsackes sehr eng an; weiter nach vorn wird sie von ihm durch die *Glandula nasalis medialis* getrennt, die rostralwärts an Dicke sehr beträchtlich zunimmt, dabei aber auf die ventrale Hälfte des Septums beschränkt bleibt. In gleichem Maasse verdickt sich aber der dorsale Theil des Septums, so dass nach vorn hin die mediale Wand des *Cavum principale* sich immer mehr von der Mittellinie entfernt (Fig. 143). Die Schleimhaut des dorsalen Umfanges liegt dem Dach der Knorpelkapsel ziemlich eng an; der laterale Umfang erhält in seiner oberen Hälfte durch das Nasale, in seiner unteren vorn durch die *Cartilago obliqua* und ihr *Planum terminale* eine Deckung (Fig. 142 bis 145). Ausgedehnte Strecken des lateralen Umfanges werden nur durch Bindegewebsmassen begrenzt.

Am Uebergang zu der vorderen hoch gelegenen Partie schiebt sich die *Glandula nasalis medialis* auch unter die Schleimhaut des Bodens vor, und über den Drüsenkörper hinweg steigt die letztere nach vorn hin auf, bis sie im vorderen Theil der Nasenkapsel auf der *Crista intermedia* und ihrer *Lamina superior*

wieder eine feste Unterlage findet. Im vordersten Theil des *Cavum principale* legt sich die Schleimhaut überhaupt enger an die Innenfläche der Knorpelkapsel an. Die mediale Wand behält trotzdem ihre stark laterale Lage bei, weil sie neben der dorsalen, hier besonders stark verdickten Partie des Septums liegt. Dorsal dehnt sich das Dach der Knorpelkapsel über dem *Cavum principale* bis zur *Apertura externa* aus, vorn kommt das Cavum an der Vorderwand der Kapsel und an der *Cartilago alaris* zum Abschluss. Die laterale Wand ist ohne Skeletstütze und durch die weite Oeffnung des Vestibulums, die sich in die engere Communicationsspalte mit dem Infundibulum fortsetzt, unterbrochen (Figg. 139 bis 142).

An dem Raumsystem der Nebennasenhöhle sind drei Hauptabschnitte zu unterscheiden: das Infundibulum, das *Cavum medium* und das *Cavum inferius*, letzteres mit den Unterabtheilungen: Isthmus, *Recessus lateralis* und *Recessus medialis.*

Das Infundibulum stellt einen von rechts nach links abgeplatteten Raum dar, der an der lateralen Seite des vordersten hoch gelegenen Abschnittes des *Cavum principale* hinzieht. Von diesem wird es unvollkommen durch die schon erwähnte *Plica terminalis* getrennt. Das Infundibulum senkt sich mit dem vordersten Theil des *Cavum principale* caudalwärts herab, dabei wird die *Plica terminalis* niedriger und verstreicht schliesslich: das Infundibulum geht in dem *Cavum principale* auf (Figg. 141 bis 143). — Nach vorn hin setzt sich das Infundibulum ebenso weit fort, wie das *Cavum principale*, also auch über das Gebiet des Vestibulums hinweg. Die *Plica terminalis* geht in die Vorderwand der Nasenhöhle (an der Hinterfläche der *Cartilago alaris*) über, ihr oberer Rand verschmilzt aber schon vorher mit dem lateralen Rand einer horizontalen Falte, die vom vorderen und medialen Umfang des *Cavum superius* nahe der Decke vorspringt. Auf diese Weise kommt vorn ein Blindsack zu Stande, der den dorsalen und den lateralen Umfang des oberen Blindsackes umzieht, also einen horizontalen und einen verticalen Schenkel unterscheiden lässt, die unter abgerundetem rechtem Winkel in einander übergehen. Da er sich mit dieser Form zugleich der Innenfläche der *Cartilago alaris* anschmiegt (Fig. 139), mag er als *Recessus alaris* bezeichnet werden. In den Bewegungen des Nasenflügelknorpels findet er seine Erklärung.

Wie das *Cavum principale*, so öffnet sich auch das Infundibulum in das Vestibulum, und zwar wegen der eigenthümlichen Form des letzteren in etwas complicirter Weise. Der weite vordere Theil des Vestibulums führt direct ventralwärts in den dorsalen Umfang des Infundibulums hinein, der hintere nischenförmige Abschnitt dagegen

mündet schräg von hinten und lateral in den lateralen Umfang des Infundibulums längs des ganzen Vorderrandes der *Plica obliqua.* Die Mündungsspalte schneidet bis zum Boden des Infundibulums durch. Vor ihr wird die seitliche Wand des Infundibulums durch einen Schleimhautwulst gebildet, der in den lateralen Wandwulst des Vestibulums übergeht und wie dieser durch die *Cartilago alaris* bewegt werden kann. Lateral von diesem Wandwulst stülpt sich ein schlaffwandiger Schleimhaut-Blindsack, der *Recessus sacciformis*, nach vorn und oben hin vor, der seinen Ausgang von der erwähnten Communicationsspalte und im Anschluss daran (nach vorn hin) auch noch von der lateralen Kante des *Cavum medium* nimmt (Fig. 140).

Dieser Blindsack wurde schon oben erwähnt (S. 625); an seine Wand strahlen von hinten und aussen her die Fasern des *M. lateralis narium* aus (Figg. 140, 141).

Das Infundibulum ist nun noch der Vereinigungsraum für die beiden anderen Räume der Nebennasenhöhle, das *Cavum medium* und das *Cavum inferius.*

Das *Cavum medium* ist der kleinere der beiden Räume und auf das vordere Gebiet der Nasengegend beschränkt. Es stellt eine horizontal gelagerte, in dorso-ventraler Richtung abgeplattete Tasche dar, die von vorn her in den nach hinten abfallenden Boden des Infundibulums einmündet. Ventral von dem vordersten Theil des *Cavum principale* gelegen, dehnt sie sich medialwärts genau so weit, rostral- und lateralwärts dagegen weiter aus als jenes. In ihren lateralen Winkel mündet der von hinten kommende *Ductus nasolacrimalis* ein, medial und vor dieser Mündung buchtet sich ihre dorsale Wand zu dem *Recessus sacciformis* aus (Fig. 140). Vorn, medial und lateral ist die Tasche im Uebrigen blind geschlossen; caudalwärts gilt das Gleiche aber nur von dem Theil der Tasche, der sich über die Stelle der Communication mit dem Infundibulum hinweg lateralwärts erstreckt (abgesehen davon, dass hier der Thränennasengang einmündet). Anders verhält sich dagegen der mediale Abschnitt der Tasche: er biegt caudal direct in den vorderen Theil des *Cavum inferius* um, so dass die Decke des *Cavum medium* in den Boden des *Cavum inferius* und der Boden des *Cavum medium* in die Decke des *Cavum inferius* übergeht. (In Fig. 141 ist diese Uebergangspartie getroffen; der Schnitt geht nicht genau quer, sondern so, dass die lateralen Partieen zugleich etwas weiter caudal liegen.) Da auch die Uebergangspartie beider Räume lateral mit dem Infundibulum zusammenfliesst, und der

vordere Theil des *Cavum inferius* den abschüssigen Boden des Infundibulums (unterhalb der Einmündung des *Cavum medium*) durchbricht, so stellt also das Infundibulum einen Raum dar, in dem das *Cavum medium*, das *Cavum inferius* und der Verbindungsraum beider zusammenfliessen.

Hinter der Gegend, wo dies der Fall ist, setzt sich das Infundibulum nur noch eine kurze Strecke weit als vertical gestellte Spalte fort, in deren Grund von lateral her der Isthmus des *Cavum inferius* einmündet, dann hört es mit dem Verstreichen der *Plica terminalis* im Bereiche des hinteren Nasenhöhlenabschnittes als selbstständiger Raum auf zu existiren (Figg. 142, 143).

Der ausgedehnteste Raum der Nebennasenhöhle ist das *Cavum inferius*. Dasselbe erstreckt sich durch die ganze Länge der Nasengegend und lässt demnach zwei Abschnitte unterscheiden, einen hinteren und einen vorderen. Der hintere liegt lateral vom *Cavum principale*, mit dem er communicirt, der vordere stülpt sich blindsackförmig nach vorn und medialwärts aus und lagert sich als unterer Blindsack (Born) ventral vom *Cavum medium* und *Cavum principale*.

Einfacher und leichter zu übersehen ist der hintere Abschnitt des Raumes, dicht vor der Choane (Fig. 144). Er schliesst sich direct lateral an das *Cavum principale* an, der Art, dass sein nach aussen abfallender Boden die unmittelbare Fortsetzung des Bodens des *Cavum principale* ist. Der ideale Querschnitt des Raumes ist dreiseitig; die Seiten sind als mediale, basale und laterale zu bezeichnen. Die laterale Wand ist dabei, der Form des Kopfes entsprechend, sehr schräg gelagert, so dass sie mit dem Boden aussen unter spitzem, aber abgerundetem Kantenwinkel zusammenstösst. Die wichtigste Besonderheit des Raumes, die auch die Form des Querschnittes am meisten alterirt, ist die *Plica isthmi*, eine längs der ganzen Seitenwand in longitudinaler Richtung hinziehende und von hier herunterhängende Falte. Sie wurzelt auf der Grenze zwischen dem *Cavum principale* und dem *Cavum inferius* und ist so hoch, dass sie sich bei der Enge des Raumes mit ihrem freien Theil lateralwärts umlegen muss. Zwischen ihrer nunmehr ventralen Oberfläche und dem Boden des *Cavum inferius* bleibt nur ein schmaler Spaltraum, der Isthmus oder die *Pars intermedia* (Mihalkovics), der lateralwärts in den viel weiteren Haupttheil des *Cavum inferius*, den *Recessus lateralis* übergeht. Letzterer dehnt sich natürlich auch medialwärts über die *Plica isthmi* hinweg als rinnenförmige Tasche aus.

Ihrem ganzen Verhalten nach muss die *Plica isthmi* als eine Einrichtung aufgefasst werden, die bestimmt ist, das *Cavum principale* ventilartig gegen das

Cavum inferius abzuschliessen, — eine Vorstellung, die bereits Seydel ausgesprochen, wenn auch nicht näher ausgeführt hat. Folgendes kann aus dem anatomischen Verhalten erschlossen werden. Die Falte hat die Bedeutung einer Taschenklappe, die dazu bestimmt ist, den durch den *Recessus lateralis* rostralwärts streichenden Exspirationsstrom von dem Uebertritt in das *Cavum principale* abzuhalten. Da sie aber nach vorn hin verstreicht, so bildet der Taschenraum zugleich eine Rinne, die sich vorn öffnet. Erst hier vorn kann also der Luftstrom medialwärts treten, und zwar in das Infundibulum, das ihn direct weiter zur *Apertura externa* leiten kann.

Die eben erörterte Vorstellung ergiebt sich aus dem anatomischen Verhalten der *Plica isthmi*. Dieselbe ist eine weiche Schleimhautfalte; nur ihr vorderstes Ende erhält durch einen Knorpelfortsatz der lateralen Nasenkapselwand (*Processus lingularis*) eine Stütze. Die Falte wird somit in ihrer Form veränderlich, also vor Allem leicht aufzublähen sein. Dagegen wird sie dem Uebertreten des (inspiratorischen) Luftstromes aus dem *Cavum principale* in den *Recessus lateralis* kein Hinderniss in den Weg stellen. Die Falte sitzt in dem Hauptabschnitt ihres Verlaufes der Seitenwand mit schmaler Basis an; nach vorn hin wird ihr freier Theil immer niedriger, die Basis dagegen breiter, bis die letztere — mit gleichzeitigem gänzlichen Verstreichen des freien Theiles — in einen dicken Wulst übergeht, der von lateral und dorsal her sich gegen den vordersten Theil der Nasenhöhle vorwölbt und die laterale Begrenzung des Infundibulums bildet. In diesem Wulst liegt unter Anderem auch der Theil der Seitenwand der knorpligen Nasenkapsel, von dem der den vordersten Theil der *Plica isthmi* stützende *Processus lingularis* ausgeht. — Nach hinten hin erstreckt sich die *Plica isthmi* als wirkliche platte Falte bis dicht vor die Choane; hier geht sie dann in toto in einen soliden, breiten Wulst über, der sich auch durch den lateralen Theil der Choane hindurch caudalwärts fortsetzt und in das Mundhöhlendach übergeht. Der Taschenraum ist also vor der Choane quer abgeschlossen; ein Luftstrom kann hier immer nur von lateral her in ihn hinein und ebenso nur lateralwärts aus ihm heraus. — Die *Plica isthmi* in ihrer ganzen Länge verläuft schräg; ihr hinteres Ende liegt erheblich weiter lateral als ihr vorderes.

Die Choane öffnet sich ausser in das *Cavum principale* auch am Boden des Isthmus, schneidet aber in den des *Recessus lateralis* nicht ein. Der letztere öffnet sich somit nur von lateral her in das Choanengebiet hinein und setzt sich zugleich eine kurze Strecke weit (aber lange nicht so weit als der hintere Blindsack des *Cavum principale*) über dies Gebiet hinweg caudalwärts fort, als eine gegen die Mundhöhle hin offene Rinne, die am lateralen Rande des Munddaches caudalwärts zieht. Es ist dies die Gaumenrinne (Seydel) oder der *Sulcus maxillopalatinus* (Mihalkovics), der ventralwärts durch die Gaumenfalte oder *Plica palatina* (Gaumenfortsatz, Seydel) begrenzt wird. Diese Schleimhautfalte ist die Fortsetzung des Bodens des *Recessus lateralis* (Fig. 145, ferner Fig. 7a auf S. 14; s. auch S. 15). Mit dem Verstreichen der Gaumenfalte hört der *Sulcus maxillopalatinus* hinter der Choane bald auf.

Nach vorn hin begleitet der Isthmus mit dem *Recessus lateralis* das *Cavum principale* an dessen lateraler Seite durch den ganzen hinteren Abschnitt der Nasenhöhle. Je weiter nach vorn, um so mehr senkt sich dabei die Seitenwand an der Grenze des *Cavum principale* nach ein- und abwärts: es beginnt der schon erwähnte dicke Wulst, der sich von lateral und dorsal her gegen das Raumsystem der Nasenhöhle in dessen vordersten Abschnitt vorwölbt, und in den die Basis der *Plica isthmi* übergeht. Während aber dieser Wulst die dorsal gelegenen Räume (*Cavum principale* und Infundibulum) lateral zum Abschluss bringt, setzt sich das *Cavum inferius* unter ihm als unterer Blindsack in den vorderen Abschnitt der Nasenkapsel hinein fort. Es bildet hier eine horizontal gelagerte, in dorso-ventraler Richtung abgeplattete Tasche, die nach vorn bis zur Vorderwand der Nasenkapsel reicht, aber nicht auf die laterale Hälfte der Kapsel beschränkt bleibt, sondern sich unter dem vorderen hoch gelegenen Theil des *Cavum principale* und unter dem *Cavum medium* auch medialwärts bis an das Septum ausdehnt. Am Uebergang in den unteren Blindsack verliert das *Cavum inferius* seine directe Communication mit dem *Cavum principale*: die *Plica terminalis* beginnt, und damit beginnt das Infundibulum sich vom *Cavum principale* abzugrenzen. Der untere Blindsack, der sich vor dem Infundibulum und dem Clivus des *Cavum principale* medialwärts und dann sogar noch etwas caudalwärts ausdehnt, umzieht somit das Infundibulum lateral, vorn und medial und mündet auch von diesen drei Seiten her in dasselbe, und zwar an seinem nach vorn hin aufsteigendem Grunde, ein. Der Theil des unteren Blindsackes, der sich medial vom Infundibulum gegen das Septum hin ausdehnt, biegt caudal ausserdem, wie schon geschildert, zum grössten Theil (nämlich ausser dem an das Septum grenzenden *Recessus medialis*) in das über ihm liegende *Cavum medium* nach vorn hin um, und auch diese Uebergangspartie beider Räume geht lateral in das Infundibulum über.

Nach vorn hin dehnt sich der untere Blindsack noch etwas weiter aus als das *Cavum principale*; lateralwärts reicht er zwar ebenfalls weiter als das *Cavum principale* und Infundibulum, behält aber doch nicht mehr die Ausdehnung, wie der *Recessus lateralis* im hinteren Abschnitt. Es zieht sich auf der Grenze des hinteren und vorderen Abschnittes die laterale Kante des *Cavum inferius* medial- und dorsalwärts zurück.

Der hintere Theil des unteren Blindsackes lässt noch die Trennung in einen Isthmus (unter dem medialen Theile des erwähnten Wulstes) und einen weiteren *Recessus lateralis* erkennen, weiter vorn

hört diese Unterscheidbarkeit auf, indem auch der laterale Raumabschnitt durch Tiefertreten der Decke eingeengt wird. Dagegen ist im vorderen Theil des unteren Blindsackes eine Unterscheidung zweier durch Epithelcharakter und Genese ganz verschiedener Bezirke möglich und nothwendig. Der laterale grössere Bezirk ist nur die vordere Fortsetzung des *Recessus lateralis* und als solche mit indifferentem Epithel ausgekleidet; der mediale dagegen trägt hohes Riechepithel. Dieser *Recessus medialis* buchtet sich zugleich caudalwärts neben dem Septum zu einem besonderen kleinen Blindsack aus, fliesst also nicht, wie der übrige Theil des medialen Abschnittes des unteren Blindsackes, mit dem *Cavum medium* zusammen. Vergleichend-anatomisch darf dieser *Recessus medialis* als Homologon des Jacobson-schen Organes (*Organon vomeronasale*) der Amnioten aufgefasst werden.

Die Schleimhaut der Nebennasenhöhle trägt nur im Bereich des *Recessus medialis* Riechepithel, sonst überall indifferentes Epithel. Auch die Pigmentirung beschränkt sich auf die mit Riechepithel bekleidete Strecke.

Topographie der Schleimhaut der Nebennasenhöhle.

Die Wände der Nebennasenhöhle werden nur streckenweise durch knorplige und knöcherne Theile gebildet, in ausgedehnten Partieen kommen nur bindegewebige, nachgiebige Massen in Betracht. Im ganzen hinteren Abschnitt der Nebennasenhöhle besitzt nur der lateralste Theil Skeletwände. Die laterale Wand des *Sulcus maxillopalatinus* wird ziemlich in ganzer Höhe durch das *Planum triangulare* der knorpligen Nasenkapsel gedeckt; da aussen auf dieses Planum sich noch der *Processus frontalis* des Maxillare herauflegt, so erhält gerade der *Sulcus maxillopalatinus* eine sehr feste Seitenwand. Vor dem *Planum triangulare* übernimmt das Maxillare mit seiner *Pars facialis* allein die lateral-dorsale Begrenzung des *Recessus lateralis*. Da der Recessus aber (wegen der Verlaufsrichtung der *Plica isthmi*) schon vor der Choane ausgedehnter ist als der *Sulcus maxillopalatinus*, und nach vorn hin immer mehr an transversaler Ausdehnung zunimmt, so wird nur ein Theil seiner lateral-dorsalen Wand durch die *Pars facialis* des Maxillare begrenzt. Der Boden des *Sulcus maxillopalatinus* und des *Recessus lateralis* ruht mit seiner lateralen Partie auf der *Pars palatina* des Maxillare. Entsprechend der Breite derselben, die hinten sehr gering ist und nach vorn hin etwas, aber nicht viel, zunimmt, erhält nur ein schmaler Streifen des Bodens der genannten Räume eine Skeletunterlage (Figg. 144, 145). Die Schleimhaut liegt sowohl der *Pars triangularis* der Knorpelkapsel, wie dem Maxillare ziemlich eng an; beim Uebergang zu dem vorderen Gebiet der Nasenhöhle zieht sie sich mehr medialwärts zurück, und der seitliche Zipfel der Intermaxillardrüse schiebt sich zwischen sie und das Maxillare.

Ausserdem ruht nur noch der mediale Theil der Isthmusschleimhaut auf fester Unterlage: dem Vomer.

Der grössere Theil der Schleimhaut am Boden des *Recessus lateralis* und

des Isthmus legt sich somit an die nicht sehr dicke Bindegewebsschicht an, die die grosse prächoanale Bodenlücke der Nasenkapsel ausfüllt, und kommt dadurch der Mundschleimhaut ziemlich nahe.

Ebenso legt sich die Schleimhaut der lateral-dorsalen Wand des *Recessus lateralis* und Isthmus zum grossen Theil nur an Bindegewebsmassen (Verschlussmembran des grossen Seitenwandfensters) an und kommt so der äusseren Haut nahe (s. später).

Der untere Blindsack erhält von der vorderen Nasenkapselhälfte einen knorpligen Boden, knorplige mediale, vordere, laterale und dorsale Begrenzung; allerdings fällt die Ausdehnung der Knorpelwände nicht überall mit der des betreffenden Schleimhautabschnittes zusammen. Am Uebergang von der hinteren Raumabtheilung der Nasenhöhle ruht die Bodenschleimhaut medial auf dem hier noch nicht sehr breiten Boden der Knorpelkapsel, dem das schmale vordere Ende des Vomer anliegt; lateral davon auf dem Bindegewebe, das die grosse basale Skeletlücke verschliesst, und ganz lateral auf der seitlichen Masse der *Glandula intermaxillaris.* Nach vorn hin verbreitert sich der Knorpelboden (die mittlere bindgewebige Bodenzone wird dementsprechend schmäler) und dehnt sich schliesslich unter der ganzen Breite des unteren Blindsackes aus. Der *Recessus medialis* ruht in ganzer Länge dem Boden der Nasenkapsel auf.

Die mediale Abtheilung des unteren Blindsackes, die sich vor dem Clivus des *Cavum principale* medialwärts buchtet, findet ihre caudale Begrenzung an dem Bindegewebe und an der *Glandula nasalis medialis*, die dem Clivus des *Cavum principale* zu Grunde liegen. Die Schleimhaut des unteren Blindsackes biegt vor diesen Massen in die Schleimhaut des *Cavum medium* um. Der caudale Zipfel des *Recessus medialis* lagert sich von vorn her ganz in den Körper der medialen Nasendrüse ein. — Die mediale Schleimhaut des *Recessus medialis* liegt am *Septum cartilagineum*; nur hinten drängen sich Schläuche der medialen Nasendrüse dazwischen; ferner bewirken der *N. medialis nasi*, sowie die gleichnamigen Gefässe, eine beschränkte Abhebung der Schleimhaut und vorn kommt die letztere in Berührung mit der *Glandula intermaxillaris*, deren Schläuche durch die *Fenestra nasobasalis* in den unteren Raum der Nasenkapsel eindringen. — Der vordere blinde Abschluss des unteren Blindsackes erfolgt an der knorpligen Vorderwand der Nasenkapsel. Im Anschluss an diese besitzt auch der laterale Umfang des Raumes vorn eine kurze Strecke weit eine Knorpelwand; hinter dieser buchtet sich die Schleimhaut des unteren Blindsackes lateralwärts aus der Kapsel heraus und lagert sich gegen das Bindegewebe, das den vorderen unteren Zipfel des grossen Seitenwandfensters der Nasenkapsel verschliesst. — Die Schleimhaut des dorsalen Umfanges schliesslich zeigt den grössten Wechsel von knorpelgedeckten und knorpelfreien Zonen. Am Uebergang von der hinteren zur vorderen Abtheilung des *Cavum inferius* beginnt über dem Isthmus die *Lamina inferior cristae intermediae*, die sich nach vorn hin verbreitert. Somit beginnt hier für den Isthmus eine Knorpeldecke, während der *Recessus lateralis* nur von Bindegewebe (Verschlussgewebe des grossen Seitenwandfensters der Nasenkapsel) gedeckt wird. Nach vorn wird der knorpelgedeckte Theil des unteren Blindsackes breiter (medial- und lateralwärts), und ganz vorn besitzt der untere Blindsack in ganzer Breite ein Knorpeldach (*Crista intermedia* und *Lamina inferior* derselben). Ueber den medialen Theil des unteren Blindsackes setzt sich dieses Dach nicht so weit caudalwärts fort, wie über den lateralen, so dass ein ausgedehnter Abschnitt der medialen Hälfte des unteren Blindsackes nur durch ein bindegewebiges Dach vom Boden des *Cavum principale* und von dem des

Cavum medium getrennt wird: der eigentliche *Recessus medialis* vom *Cavum principale*, der lateral anschliessende Theil des indifferenten Schleimhautgebietes vom *Cavum medium*. Um den hinteren Rand dieser Bindegewebsmasse herum, die sich an den Hinterrand der *Crista intermedia* und an den medialen Rand der *Lamina inferior* der Crista anschliesst, erfolgt auch die Umbiegung des unteren Blindsackes in den mittleren.

Das *Cavum medium* erhält durch die *Lamina inferior cristae intermediae* einen Knorpelboden, der aber nur vorn vollständig ist, hinten dagegen einen grösseren medialen Abschnitt der Bodenschleimhaut ohne feste Unterlage lässt: diese Schleimhautpartie ist vom Dach des *Cavum inferius* nur durch Bindegewebe getrennt. Vollständiger ist die Decke des Cavums mit Skelettheilen belegt: die *Lamina superior cristae intermediae* und das Intranasale bilden dieses feste Dach, das nur vorn durch einen schmalen membranösen Deckenstreifen ergänzt wird. Die laterale Wand des Cavums ist in ganzer Ausdehnung knorplig gestützt, der mediale Umfang dagegen nur in seinem vorderen Abschnitt (Uebergang der *Lamina superior* und der *Lamina inferior* in die *Crista intermedia*); im grösseren hinteren Abschnitt liegt er dem Bindegewebe an, das sich am dorsalen Umfang des *Cavum inferius* ausbreitet. Auch der *Recessus sacciformis* wird an seiner Wurzel vorn, medial und lateral vom Intranasale umgeben; im Uebrigen breitet er sich nur in bindegewebiger Umgebung aus.

Das Infundibulum schliesslich kommt mit sehr verschiedenen Theilen in Berührung. Sein Boden zieht vorn über die *Lamina superior cristae intermediae* hinweg; dann senkt er sich zwischen beiden Armen des Intranasale herab, am medialen Rande der *Lamina inferior cristae intermediae* vorbei. So kommt er aus dem Gebiet der obersten Etage der Nasenkapsel durch die mittlere in die untere: in der mittleren nimmt er das *Cavium medium*, in der unteren das *Cavum inferius* auf. Die mediale Wand des Infundibulums wird hauptsächlich durch die weiche *Plica terminalis* gebildet, eine Strecke weit gewährt ihr der mediale Schenkel des Intranasale eine Stütze. Der laterale Umfang des Infundibulums legt sich vorn an den Nasenflügelknorpel, hinter diesem eine Strecke weit nur an Bindegewebe (Ausfüllmasse der *Fenestra narina*), alsdann an den lateralen Arm des Intranasale an, der eine beträchtliche Höhe besitzt, und der hinterste Abschnitt endlich wird wieder nur durch die Bindegewebsmasse begrenzt, die den hinteren Theil der *Fenestra narina* verschliesst, und in der (der Schleimhaut des Infundibulums nahe) die laterale Nasendrüse liegt. Vorn kommt das Infundibulum an der *Cartilago alaris* zum Abschluss; die Abtrennung des *Recessus alaris* vom oberen Blindsack geschieht nur durch Schleimhautfalten.

Die Choane durchbricht als eine sehr ausgedehnte quer-ovale, nach aussen verschmälerte Oeffnung den Boden der Nasenhöhle, der zugleich das Dach der Mundhöhle bildet. Ihre Ebene liegt demnach im Wesentlichen horizontal, in der Flucht des Mundhöhlendaches; nur wenig steht der vordere Rand tiefer, ventraler, als der hintere. — Sie schneidet in den lateralen Theil des Bodens des *Cavum principale* ein und erstreckt sich über die ganze Breite des Isthmus; der *Recessus lateralis* öffnet sich von lateral her in sie. Ihr medialer Rand, sowie vom hinteren und vorderen Rand die medialen Hälften werden gestützt durch den Vomer; diese Randabschnitte sind daher fest und scharf.

Der laterale Theil des Hinterrandes ist abgerundet und weicher; ihm liegt der ventrale Rand des *Planum antorbitale* zu Grunde und ausserdem läuft hier das hintere wulstige Ende der *Plica isthmi* aus (S. 635). Die laterale Hälfte des Vorderrandes wird durch die *Plica palatina* gebildet, d. h. der schon mehrfach erwähnten (S. 635) Schleimhautfalte, die mit scharfem caudal- und medialwärts gekehrtem Rande von vorn und lateral gegen die laterale Hälfte der Choane vorspringt. Sie stösst lateral nicht mit dem Hinterrand der Choane zusammen, sondern überschneidet denselben, indem sie sich verschmälert noch eine Strecke weit caudalwärts fortsetzt (Fig. 6 auf S. 13). Durch dies Verhalten der *Plica palatina* wird der *Recessus lateralis* als *Sulcus maxillopalatinus* noch eine Strecke weit über das Choanengebiet hinweg caudalwärts fortgesetzt.

3. Skelet- und Bindegewebswände der Nasenhöhle.

3. Skelet- und Bindegewebswände der Nasenhöhle.

Die Wände der einzelnen Abschnitte der Nasenhöhle sind theils knorplig, theils knöchern, theils bindegewebig. Obwohl im Einzelnen schon im vorigen Abschnitt genannt und, soweit es sich um Skelettheile handelt, im ersten Theil dieses Buches geschildert, mögen sie doch hier noch einmal im Zusammenhang und in Beziehung zu dem Raumsystem besprochen werden.

Im Allgemeinen liegt die Nasenhöhle mit ihren Wandungen sehr oberflächlich unter der Haut und der Mundschleimhaut; dickere trennende Massen finden sich vorn, zwischen der Spitze des Kopfes und der Vorderwand der Nasenkapsel, sowie caudo-ventral von der *Apertura nasalis externa.* Hier liegt die laterale Wand der Nasenkapsel in grösserer Tiefe, weil der vordere Abschnitt der Nasenhöhle, besonders in seiner dorsalen Hälfte, sehr schmal ist.

Von Skelettheilen, die der Nasenhöhle feste Wandungen verleihen, kommen in Betracht: die knorplige Nasenkapsel, das Ethmoideum, der Vomer, das Palatinum, Nasale, Maxillare, Intranasale (Septomaxillare). Das Prämaxillare ist dem knorpligen Nasenskelet nur vorgelagert, betheiligt sich aber nicht an der Umschliessung des *Cavum nasi.*

Mit dem übrigen Kopfskelet ist das Nasenskelet vor Allem durch das Ethmoideum verbunden; dazu kommt der Uebergang des *Processus maxillaris posterior* der Knorpelkapsel in den *Processus pterygoideus* des Quadratums und die feste Verbindung des *Planum triangulare* der Kapsel und seiner *Processus maxillares* (*anterior* und *posterior*) mit dem Maxillare. Das Nasale, Palatinum und Pterygoideum tragen zur Festigung dieser Verbindung bei. Vorn springt

vom Boden der Nasenkapsel jederseits der *Processus praenasalis inferior* über die Ebene der Vorderwand hinweg vor und legt sich in das Prämaxillare ein; auch von der *Cartilago alaris* geht ein kurzer Höcker, *Proc. praenasalis superior*, aus und lagert sich in den aufsteigenden Theil des Zwischenkiefers ein. In welcher Weise dadurch die Bewegungen des Nasenflügelknorpels beim Oeffnen und Schliessen des Nasenloches zu Stande kommen, wurde an anderen Orten geschildert (S. 203). Durch eine vom lateralen Rande des Nasenkapselbodens vorspringende *Crista subnasalis* stützt sich der vordere Theil der Nasenkapsel auf die *Pars palatina* des Maxillare, während das vordere Ende der *Pars facialis* desselben Knochens sich auf den lateralen Umfang des vordersten Nasenkapselabschnittes auflegt und sich mit ihm fest verbindet.

Auf der Grenze zwischen Schädel- und Nasenhöhle liegt das Ethmoideum (*Os en ceinture*); es umschliesst den vordersten Theil des *Cavum cranii* selbst und als Fortsetzungen desselben die beiden *Canales olfactorii* (für die *Nn. olfactorii*), die sich nach vorn hin trichterförmig verbreitert öffnen und mit diesen breiteren Abschnitten noch von beiden Nasenhöhlen den hintersten medialen Zipfel des hinteren Blindsackes aufnehmen. Die laterale Wand jedes Trichters wird noch von dem *Foramen orbitonasale* durchbohrt, durch das der *N. ophthalmicus* und die *Vasa orbitonasalia* hindurchtreten.

An der ganzen Vorderwand des Ethmoideum setzt sich der knorplig bleibende Theil der Nasenkapsel, d. h. des Ethmoidaltheiles des Primordialcraniums, an. Die knorplige Nasenkapsel, die eine ziemlich ausgedehnte Umschliessung für die Nasenhöhle bildet, erscheint äusserlich einheitlich, doch wird im Innern durch ein medianes knorpliges *Septum nasi* eine Trennung der beiderseitigen Räume in ihrer ganzen Ausdehnung bewirkt. Entsprechend der Configuration des *Cavum nasi* sind an jeder Nasenkapselhälfte zwei Abschnitte zu unterscheiden: ein hinterer, der sagittal und transversal ausgedehnter, aber im Inneren einheitlich ist (seine sagittale Ausdehnung beträgt etwa vier Fünftel der Gesammtlänge), und ein vorderer, kürzerer und schmälerer, aber im Inneren complicirterer.

Die Hinterwand des medialen Abschnittes der Nasenhöhle (des hinteren Blindsackes) wird ausser durch das Ethmoideum noch durch das *Planum antorbitale* gebildet; der laterale Abschnitt besitzt eine Hinterwand nicht, da er durch die Choane in die Mundhöhle übergeht (*Rec. lateralis, Sulcus maxillo-palatinus*). Vorn kommen an der Vorderwand der Nasenkapsel alle drei Räume des vorderen Abschnittes zum Schluss; als besonderer abgelöster Theil der Vorderwand erscheint die *Cartilago alaris*, die das *Cavum principale* vorn, und den *Recessus alaris* seitlich umwandet. Das *Septum nasi* er-

streckt sich ununterbrochen von dem Ethmoideum bis zur Vorderwand der Kapsel und bildet so die mediale Wand des *Cavum principale* in dessen ganzer Länge, sowie die des *Recessus medialis Cavi inferioris*. Auch das Dach, sowie der Boden der Nasenkapsel erstrecken sich vom Ethmoideum bis zur Vorderwand der Kapsel ununterbrochen, wenn auch in verschiedener Ausdehnung; das Dach (*Tectum nasi*) deckt das *Cavum principale* in dessen ganzer Länge; der Boden (*Solum nasi*) liegt im hinteren Nasenkapselabschnitt unter dem *Cavum principale*, im vorderen unter dem *Cavum inferius* in dessen ganzer Breite. Die Trennung der Kapsel in einen hinteren und einen vorderen Abschnitt kommt am schärfsten an der Seitenwand (*Paries nasi*) zum Ausdruck, an der eine vordere und eine hintere Hälfte deutlich gegen einander abgesetzt und durch eine grössere Lücke getrennt sind.

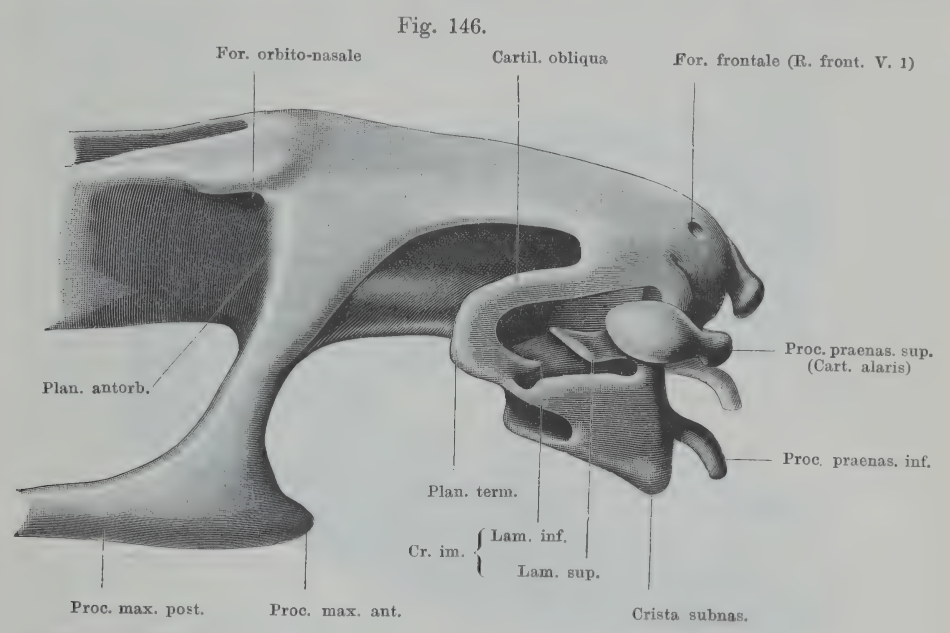
Im Inneren des vorderen Abschnittes der Nasenkapsel wird durch Scheidewände, die in der Hauptsache horizontal gelagert sind, eine Zerlegung des Raumes in mehrere Etagen bewirkt. Die *Crista intermedia*, die der Vorderwand und dem Septum ansitzt, trennt neben dem Septum das *Cavum principale* von dem *Recessus medialis cavi inferioris*; weiter aussen spaltet sie sich in eine *Lamina superior* und eine *Lamina inferior*, und in die so geschaffene mittlere Etage, die sich zwischen das *Cavum superius* und das *Cavum inferius* einschiebt, lagert sich das *Cavum medium* der Nasenhöhle ein.

Die Umschliessung des Raumsystemes der Nasenhöhle durch die Nasenkapsel ist im hinteren Abschnitt unvollständiger als im vorderen. Daher kommen im hinteren Abschnitt mehr Deckknochen zur Ergänzung in Betracht: der Vomer, das Palatinum, Nasale und Maxillare. Der Vomer bildet ausgedehnte Partieen der medialen Hälfte des Bodens, caudal, medial und rostral von der Choane, das Nasale grosse Strecken des Daches, und das Maxillare umschliesst die laterale Kante des *Recessus lateralis*, auf die Dorsal- und Ventralfläche desselben übergreifend. Das Palatinum kommt nur hinter der Choane am dorso-lateralen Umfang des *Sulcus maxillo-palatinus* in Betracht. — Im vorderen Gebiet ist die Umschliessung des *Cavum nasi* durch die knorplige Nasenkapsel eine viel vollständigere; von Deckknochen kommen nur noch in Frage: der Vomer, der sich am Boden bis hierher vorschiebt, und das Intranasale (Septomaxillare), das, an der Decke des *Cavum medium* gelagert, das Infundibulum und den ventralen Theil des *Recessus sacciformis* von vorn, lateral und

medial umgreift und mit seinem am lateralen Umfang des Infundibulums gelegenen Abschnitt das Raumsystem der Nasenhöhle eine Strecke weit nach aussen hin abschliesst.

Auch die Deckknochen reichen nicht aus, um alle Lücken zu schliessen, die an der Knorpelkapsel bleiben; diese Lücken werden durch bindegewebige Massen ausgefüllt, die stellenweise gegen das Bindegewebe der Umgebung deutlicher abgrenzbar sind und somit als wirkliche Verschlussmembranen betrachtet werden können, an anderen

Fig. 146.

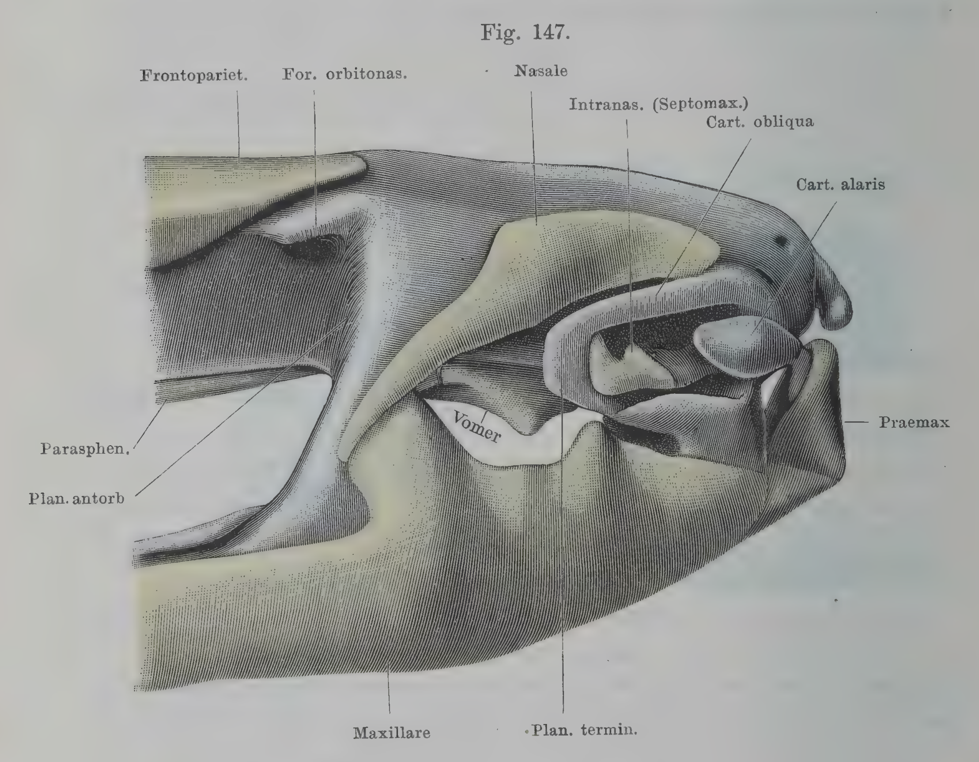


Knorpliges Nasenskelet einer jungen Rana fusca von 2 cm Länge. Von der rechten Seite, ohne die Deckknochen. Nach einem bei 40facher Vergrösserung hergestellten Modell; Zeichnung auf ²/₃ verkleinert. Das Ethmoideum ist noch nicht ausgebildet, die Uebergangspartie zwischen der Orbital- und Ethmoidalregion daher noch knorplig.

Stellen aber ohne Grenze in die umgebenden Massen übergehen. Eine sehr grosse Lücke bleibt am Boden des hinteren Nasenkapselabschnittes; nur ihr hinterer Theil wird von der Chaone benutzt, der vordere ist bindegewebig geschlossen. Eine zweite, ebenfalls sehr ausgedehnte Lücke findet sich am lateralen Umfang der Nasenkapsel. Ihr Hauptabschnitt liegt zwischen der vorderen und hinteren Hälfte der Kapsel und wird von oben durch das Nasale, von unten durch das Maxillare, von hinten durch die beiden genannten Knochen eingeengt; vorn durch die *Cartilago obliqua* und ihr *Planum terminale* begrenzt. Eine schmale obere Fortsetzung dieser Lücke schiebt sich

zwischen die *Cartilago obliqua* und den Vorderrand des Nasale bis zum Abgang der *Cartilago obliqua* vom knorpligen Nasendach vor, eine untere Fortsetzung geht nach vorn hin zwischen dem Maxillare und der Nasenkapsel. Diese ganze Lücke wird durch Bindegewebe geschlossen, das, an ihren Rändern befestigt, nach aussen hin leidlich gut als wirkliche Verschlussmembran abgrenzbar ist. Eine dritte, kleinere Lücke (*Fenestra narina*) liegt vorn am lateralen Umfang

Fig. 147.



Dasselbe Object wie Fig. 146, aber mit den Deckknochen.

der Nasenkapsel (Grenzen: lateraler Rand der Vorderwand, oberer Rand der Seitenwand des mittleren Cavums, *Planum terminale*, *Cartilago obliqua*, lateraler Rand des *Tectum nasi*); in sie springt von vorn her die *Cartilago alaris* vor und grenzt die eigentliche *Apertura nasalis externa* ab, während sie an ihrem ventralen und hinteren Umfang durch das Intranasale (Septomaxillare) etwas eingeengt wird. Ein grösserer Theil der Fenestra (hinter und unter der *Apertura externa*) wird aber nur durch Bindegewebsmassen, die in die der Umgebung der Nasenkapsel übergehen, geschlossen. Schliesslich

trennen Bindegewebsmassen streckenweise auch im Innern der Kapsel die einzelnen Räume, besonders im vorderen Abschnitt.

Specieller gestalten sich die Verhältnisse folgendermaassen:

Hintere Hälfte. Das Ethmoideum bildet nur für das mediale, vor dem *Cavum cranii* gelegene Gebiet der Nasenhöhle den hinteren Abschluss; als Scheidewand zwischen dem lateral gelegenen Gebiet und der Orbita schliesst sich lateral an den Vorderrand des Ethmoideums das *Planum antorbitale* an, eine quergestellte, verticale Knorpelplatte von dreieckiger Form: ihr basaler Rand verläuft etwa horizontal nach aussen, während der obere stark lateralwärts abfällt. Nur die mediale Hälfte dieses *Planum antorbitale* (in Theil I wurde es als *Pars plana* bezeichnet) bildet eine Hinterwand für die Nasenhöhle und zwar für den hinteren Blindsack; die laterale Hälfte des Planums stellt nur die hintere Kante des *Planum triangulare* dar, d. h. der Seitenwand des lateralen Abschnittes der Nasenhöhle, der keinen caudalen Abschluss besitzt, sondern durch die Choane hindurch in die Mundhöhle übergeht, also des *Recessus lateralis* und seiner Fortsetzung, des *Sulcus maxillo-palatinus*. Das knorplige *Septum nasi* schliesst sich an den Vorderrand des kurzen knöchernen Septums an, das als Theil des Ethmoideums die beiden *Canales olfactorii* von einander trennt, und setzt sich ununterbrochen in fast gleichbleibender Höhe bis zur Vorderwand der Nasenkapsel fort, in die es median übergeht. Es ist im hinteren Abschnitt der Nasenhöhle eine nicht sehr dicke Knorpelplatte, die nur dorsal, am Uebergang in die Decke, etwas verdickt ist. Diese dorsale Verdickung nimmt nach vorn hin zu. Nur im Gebiete des hinteren Blindsackes legt sich die Schleimhaut des *Cavum principale* dem Septum direct an, von der Choane an nach vorn wird sie durch die dicke *Glandula nasalis medialis* von ihm getrennt.

An den oberen Abschnitt des vorderen Randes des Ethmoideums schliesst sich das knorplige *Tectum nasi* an, das vorn ebenfalls in die Vorderwand der Kapsel übergeht. Es ist in ganzer Länge mit dem Dorsalrand des Septums continuirlich verbunden, so zwar, dass äusserlich betrachtet, das Dach der gesammten Nasenkapsel einheitlich erscheint. Ein knorpliges Dach besitzt die ganze hintere Hälfte des *Cavum principale*; seine laterale Ausdehnung nimmt nach vorn hin etwas ab; im Allgemeinen entspricht seine Breite der Breite des *Cavum cranii*, d. h., es deckt nur den eigentlich dorsalen Umfang des *Cavum principale*, während die schräg nach aussen abfallende Seitenwand desselben durch die knorplige Seitenwand und das *Os nasale* eine Stütze erhalten.

Die knorplige Seitenwand für den hinteren Abschnitt der Nasenhöhle ist unvollständig und lässt zwei Hälften, eine obere und eine untere, unterscheiden, die sich beide an das *Planum antorbitale* anschliessen und beide von etwa dreieckiger Gestalt sind. Die obere Hälfte setzt sich an den oberen Rand der medialen Hälfte des *Planum antorbitale* an und geht dorsal in das Dach der Nasenkapsel über. Vorn schliesst sie mit einem schräg nach vorn und dorsal verlaufenden Rande ab. So deckt sie den lateral-dorsalen Umfang des hinteren Blindsackes. — Die untere Hälfte der Seitenwand schliesst sich an die laterale Hälfte des *Planum antorbitale* nach vorn hin an; sie besitzt einen ventralen horizontalen und einen vorderen schräg von hinten oben nach vorn abwärts verlaufenden Rand. Die vordere Ecke dieses *Planum triangulare* läuft in den *Processus maxillaris anterior*, die hintere in den *Processus maxillaris posterior* aus, der mit dem *Processus pterygoideus* des Quadratums verschmilzt (Fig. 17 auf S. 37 des ersten Theiles).

Die Seitenwand des hinteren Abschnittes wird ergänzt durch das Nasale, das Maxillare und das Palatinum. Das Nasale liegt mit seinem medialen breiten Theil dem knorpligen Kapseldach auf, nach vorn bis in die schmale Lücke zwischen diesem und dem *Planum terminale* der *Cartilago obliqua* reichend. Sein lateraler, schmäler werdender Theil liegt der knorpligen Seitenwand auf und endet auf dem *Planum triangulare*, wo er sich mit dem Maxillare verbindet. Das Nasale überragt den freien Rand des Daches und der oberen Hälfte der knorpligen Seitenwand um ein Beträchtliches und deckt so einen erheblichen Theil des lateralen Umfanges des *Cavum principale* (Fig. 144 u. 145). — Die medial- und ventralwärts blickende Innenfläche des *Planum triangulare* ist zum grössten Theil von Knochen nicht bedeckt und bildet die lateral-dorsale Wand des *Recessus lateralis* im Gebiete der Choane (Fig. 145) und weiterhin des *Sulcus maxillo-palatinus*. Hinten schiebt sich das laterale Ende des Palatinums auf sie herauf und trennt den Knorpel von der Schleimhaut des genannten Sulcus. Der Sulcus hört noch vor dem Hinterrand des *Planum triangulare* (d. h. vor dem *Planum antorbitale*) auf. — Der vorderste Theil des *Planum triangulare* ist ebenso wie der *Processus maxillaris anterior* vom Maxillare umschlossen, das sich auf der Aussenfläche des Planums durch einen *Processus frontalis* mit dem Nasale vereinigt. Das Maxillare trägt mit seiner *Pars palatina* und der *Pars facialis* zur Begrenzung der Nasenhöhle bei. Die *Pars palatina* liegt am Boden des *Sulcus maxillo-palatinus* und des *Recessus lateralis*, nach vorn hin bis nahe an die Grenze des vorderen Abschnittes der Nasenhöhle. An ihr wurzelt die *Plica palatina*. — Die *Pars facialis* des Maxillare bildet die laterale Wand des *Recessus lateralis* vor dem *Planum triangulare* der knorpligen Nasenkapsel (Fig. 144). Medialwärts reicht sie nicht gerade sehr weit, und dementsprechend besitzt ein ausgedehnter Abschnitt des *Recessus lateralis* nur eine bindegewebige Seitenwand. Noch im Gebiet des hinteren Abschnittes der Nasenhöhle zieht sich der *Recessus lateralis* aus dem Maxillare zurück (Fig. 143), Schläuche der *Glandula intermaxillaris* treten an seine Stelle.

Der knorplige Boden der Nasenkapsel erstreckt sich wie die Decke vom Vorderrande des Ethmoideums bis zur Vorderwand der Nasenkapsel, in continuirlichem Zusammenhange mit dem ventralen Rande des Septums. Hinter der Choane besitzt er eine beträchtliche Breite: er erstreckt sich lateralwärts längs des ganzen ventralen Randes der medialen Hälfte des *Planum antorbitale*, allerdings mit sehr geringer sagittaler Ausdehnung. Medial von der Choane und vor derselben reicht der Knorpelboden vom Septum lateralwärts nur bis unter die mediale Hälfte der *Eminentia olfactoria*; sein freier lateraler Rand ist etwas aufwärts gekrümmt. Vor dem Riechhügel beginnt der Boden sich beträchtlicher zu verbreitern.

Der Knorpelboden erfährt eine sehr wesentliche Ergänzung durch den Vomer. Der Haupttheil desselben liegt der Ventralfläche des Knorpelbodens auf, überragt denselben lateralwärts aber beträchtlich, so dass er von der Mitte der *Eminentia olfactoria* bis zum medialen Choanenrande den Boden der Nasenhöhle bildet. Von ihm gehen zwei Fortsätze lateralwärts: einer, der die Choane von hinten umsäumt, dem hier gelagerten basalen Knorpelstreifen anliegt und dem hinteren Blindsack als Boden dient, und ein zweiter, der vor der Choane nach aussen vorspringt und diese vorn begrenzt, ohne weitere Beziehungen zu Knorpeltheilen. Er hilft den Boden des *Cavum principale* bilden und reicht lateralwärts bis unter den Isthmus. Das vorderste Ende des Vomers schiebt sich am lateralen Rande des Knorpelbodens weit nach vorn bis in das Gebiet der vorderen Kapselhälfte; es liegt ebenfalls am Boden des Isthmus, theils weil der

Knorpelboden hier schon eine grössere Breite besitzt, besonders aber, weil der Isthmus wegen der schrägen Verlaufsrichtung der *Plica isthmi* ebenfalls nach vorn hin in mehr mediale Lage kommt.

Dass der lateralste Theil der Nasenhöhle, der *Recessus lateralis* und der *Sulcus maxillo-palatinus* durch die *Pars palatina* des Maxillare einen knöchernen Boden erhält, wurde schon bemerkt.

Von bindegewebigen Wandabschnitten ist zunächst ein grosser Theil des Bodens, vor der Choane, zu nennen; er liegt zwischen dem Vomer und der *Pars palatina* des Maxillare unter dem *Recessus lateralis* und dem Isthmus und besitzt keine grosse Dicke, weshalb hier die Nasenschleimhaut der Mundschleimhaut sehr nahe kommt. Nach hinten geht er lateral von der Choane in die *Plica palatina* über, die den *Sulcus maxillo-palatinus* ventral begrenzt. Das Bindegewebe, das die grosse Lücke am lateralen Umfang der Nasenkapsel ausfüllt, bildet die lateral-dorsale Begrenzung des *Recessus lateralis* und Isthmus. Diese Masse ist dicker als die am Boden; sie trennt die Nasenschleimhaut von der äusseren Haut und verdichtet sich unmittelbar über der Nasenschleimhaut zu einer festeren Membran, die am Vorderrand des Nasale, am Oberrand der *Pars facialis* des Maxillare und am ganzen Hinterrand der *Cartilago obliqua* und des *Planum terminale* derselben befestigt ist (in den Figg. 139 bis 145 nicht besonders angegeben). Streng genommen dehnt sich auch das *Planum terminale* der *Cartilago obliqua* so weit nach hinten aus, dass es zur seitlichen Begrenzung des hinteren Theiles des *Cavum principale* beiträgt; da die *Cartilago obliqua* aber in engerem Zusammenhang mit dem Skelet der vorderen Nasenkapselhälfte steht, so wird sie auch erst bei dieser geschildert werden.

Im Inneren des hinteren Nasenhöhlengebietes ist die *Plica isthmi* eine rein bindegewebige Bildung; nur ihr vorderster Theil erhält eine Knorpelstütze durch den *Processus lingularis*.

Vordere Hälfte. Im Gebiete des vorderen Abschnittes der Nasenkapsel dient das Septum mit seiner unteren dünneren Hälfte dem medialen Umfang des *Recessus medialis cavi inferioris* zur Anlagerung (Figg. 139 bis 141); in seiner dorsalen Hälfte nimmt die schon erwähnte Verdickung (am Uebergang in die Decke) sehr beträchtlich zu und dadurch wird der vordere hoch gelegene Theil des *Cavum principale* so weit lateralwärts verdrängt, dass er seinen eigentlichen vorderen Abschluss an der Hinterfläche der *Cartilago alaris* findet. An der eigentlichen Vorderwand der Kapsel kommen somit nur das *Cavum inferius* und das *Cavum medium* zum Abschluss; der Theil der Wand, der das *Cavum inferius* vorn begrenzt, ist medial durch die grosse *Fenestra nasobasalis* unterbrochen. Die *Cartilago alaris*, die bei älteren Thieren mit der Vorderwand der Nasenkapsel nicht mehr knorplig, sondern bindegewebig zusammenhängt, begrenzt ausser dem vorderen Blindsack des *Cavum principale* noch den *Recessus alaris* und den vorderen Theil des Vestibulums von aussen; ausserdem stützt sie die vordere Hälfte des lateralen Randes der *Apertura nasalis externa*. — Der Boden der vorderen Nasenkapselhälfte dehnt sich unter dem *Cavum inferius* vorn in dessen ganzer Breite aus, caudalwärts nimmt die Breite ab (Fig. 139; s. auch Fig. 23 auf S. 48 des ersten Theiles); die Decke erstreckt sich über das *Cavum principale* und bildet mit ihrem lateralen Rande die mediale Begrenzung der *Apertura nasalis externa* (Figg. 140, 141).

Die mediale einheitliche Hälfte der *Crista intermedia*, die der dorsalen verdickten Partie des Septums, sowie der Vorderwand der Nasenkapsel über der *Fenestra nasobasalis* ansitzt (Fig. 139, sowie Fig. 23 auf S. 48 des ersten Theiles),

trennt medial das *Cavum principale* vom *Cavum inferius* (*Recessus medialis*); weiter lateral spaltet sich die Crista: ihre *Lamina superior* zieht am Boden des *Cavum principale*, ihre *Lamina inferior* am Dache des *Cavum inferius* weiter lateralwärts, und zwischen beide Lamellen lagert sich das *Cavum medium* ein. Die *Lamina inferior* repräsentirt die eigentliche laterale Hälfte der *Crista intermedia*; sie ist vorn längs ihres ganzen Vorderrandes mit der Vorderwand der Nasenkapsel verbunden. Caudalwärts dehnt sie sich weiter aus als der mediale, ungetheilte Abschnitt der *Crista intermedia*: sie zieht somit (mit freiem medialen und lateralen Rande) noch eine Strecke weit am Dache des *Cavum inferius* und am Boden des *Cavum medium* nach hinten; auch der vorderste Theil des *Ductus nasolacrimalis* ruht noch auf ihr (Fig. 141). Ihre Dorsalfläche wird durch eine longitudinale Leiste in eine laterale Hälfte für den *Ductus nasolacrimalis* und eine mediale Hälfte für das *Cavum medium* geteilt (Fig. 141); diese Leiste, der der laterale Schenkel der Intranasale mit seinem basalen Rande aufruht, geht, hinten dicker werdend (— während die *Lamina inferior* selbst schmäler wird —) in das *Planum terminale* der *Cartilago obliqua* über.

Die *Lamina superior* der *Crista intermedia* bildet den Boden des *Cavum principale* und das Dach des *Cavum medium*. Sie hört vorn, lateral, hinten mit freiem Rande auf. Demnach besitzt der vorderste Abschnitt des *Cavum medium* nur eine bindegewebige Decke. Am lateralen Rande erfährt die *Lamina superior* eine Ergänzung durch das Intranasale (Septomaxillare), das, an der Decke des *Cavum medium* gelegen, auch das Infundibulum, den *Recessus sacciformis* und sogar noch den *Ductus nasolacrimalis* begrenzen hilft. Es ist hufeisenförmig gekrümmt, mit nach hinten blickender Oeffnung. Der vordere Theil liegt vor der Wurzel des *Recessus sacciformis* (Fig. 139); der mediale dünne Schenkel zieht am lateralen Rande der *Lamina superior cristae intermediae* caudalwärts und liegt dabei an der medialen Wand des *Recessus sacciformis* (Fig. 140) und des Infundibulums dicht über dessen Einmündung in das *Cavum medium* (Fig. 141). Der laterale Schenkel liegt vorn an der Seitenwand des *Recessus sacciformis* und zugleich an der Decke des vordersten Endes des *Ductus nasolacrimalis*; weiter hinten an der Seitenwand des Infundibulums. Dieser hintere Theil des Knochens besitzt eine beträchtliche Höhe (Fig. 141); der *Ductus nasolacrimalis* zieht aussen von ihm vorbei, und auch die äussere Nasendrüse liegt ihm aussen an (Fig. 141). Das hinterste Ende dieses lateralen Schenkels des Intranasale ruht auf dem vorderen Abhang des *Planum terminale* der *Cartilago obliqua* (Fig. 141).

Am complicirtesten gestalten sich die Verhältnisse der knorpligen Seitenwand in der vorderen Nasengegend. Zwei Theile sind zu unterscheiden: ein ventraler für das *Cavum inferius* und das *Cavum medium* und ein dorsaler (*Cartilago obliqua* und *Planum terminale*) für das *Cavum principale*. Das *Cavum inferius* ist von da an, wo es sich aus dem Maxillare zurückzieht (Fig. 142), lateral zunächst ohne Skeletwandung (Fig. 139 bis 142); erst ganz vorn findet sich auch eine laterale Knorpelwand, die mit dem Boden der Nasenkapsel, ihrer Vorderwand und der *Lamina inferior* der *Crista intermedia* zusammenhängt. Das *Cavum medium* besitzt von der Einmündung des *Ductus naso-lacrimalis* an nach vorn bis zur Vorderwand eine knorplige Seitenwand, die ventral in den lateralen Rand der *Lam. inf. crist. intermediae*, vorn in die Vorderwand der Kapsel übergeht, dorsal und hinten mit freiem Rande aufhört (Fig. 139). Eine Ergänzung erfährt die ventrale Partie der Seitenwand durch die Membran, die den unteren vorderen Zipfel des grossen Seitenwandfensters verschliesst. Dieser

Zipfel der Seitenwandmembran befestigt sich ventral am oberen Rande des *Pars facialis* des Maxillare, dorsal am lateralen Rande der *Lamina inferior cristae intermediae*. An diesen Rand (nicht an den Seitenrand des Bodens der Nasenkapsel) geht die Befestigungslinie der grossen Seitenwandmembran jenes Fensters vom Rande des *Planum terminale* aus über. Dieser vordere Membranzipfel bildet somit die laterale Wand, theilweise auch das Dach, des *Cavum inferius* im vorderen Gebiet der Nasenkapsel bis zum Hinterrand der knorpligen Seitenwand desselben. Vorn kommt das Fenster und seine Verschlussmembran zu Ende dadurch, dass das Maxillare sich auf den lateralen Umfang der Nasenkapsel von unten her heraufschiebt.

Schliesslich bleiben noch die *Cartilago obliqua* und ihr *Planum terminale* zu behandeln, Gebilde, die zum Theil auch Abschnitte der hinteren Hälfte der Nasenhöhle begrenzen helfen, aber in engerem Zusammenhang mit dem Skelet der vorderen Hälfte stehen. Die *Cartilago obliqua* beginnt noch im Gebiet der *Apertura nasalis externa* am Dach der Nasenkapsel, hilft also noch die Apertur medial begrenzen und zieht am lateralen Umfang des *Cavum principale* caudalwärts (Figg. 142 bis 144). Dabei senkt sie sich immer mehr herab und geht in eine breitere Platte, das *Planum terminale*, über, die vertical und sagittal stehend mit freiem caudalen Rande aufhört, aber nach vorn und abwärts eine schmälere Fortsetzung auf die Oberfläche der *Lamina inferior cristae intermediae* sendet. In diese geht sie über und theilt dieselbe dabei zugleich in eine laterale und eine mediale Hälfte (für den *Ductus naso-lacrimalis* und das *Cavum medium* (s. Fig. 146 auf S. 643; ferner Fig. 23 auf S. 48 des ersten Theiles; Fig. 141 dieses Theiles zeigt den vordersten Theil der Erhebung auf der *Lamina inferior*, in die das *Planum terminale* ausläuft). Schliesslich springt noch hinten von der Stelle, wo das *Planum terminale* und die *Lamina inferior cristae intermediae* zusammenstossen, der Fortsatz, den ich oben mehrfach als *Processus lingularis* bezeichnete, ventralwärts in den vordersten Theil der *Plica isthmi* vor. (Er ist in Fig. 23 auf S. 48 des ersten Theiles rechterseits sichtbar; die Figg. 142 und 143 dieses Theiles zeigen ihn im Durchschnitt.)

Eine Ergänzung erfährt die laterale Wand der oberen Hälfte des Raumsystems des vorderen Nasenhöhlenabschnittes durch das Intranasale (Septomaxillare), das mit seinem lateralen Schenkel in der Seitenwand des Infundibulums liegt.

Im Uebrigen müssen auch hier (im hinteren und ventralen Gebiet der *Fenestra narina*, s. S. 644) Bindegewebsmassen die laterale Skeletwand der Nasenhöhle ergänzen und das Raumsystem nach aussen abschliessen. Da dieses Gebiet der Nasenhöhle sehr schmal ist, so besitzen die Bindegewebsmassen, die sich bis zur Haut ausdehnen, eine bedeutende Mächtigkeit; sie enthalten die *Glandula nasalis externa* und das vorderste Ende des *Ductus nasolacrimalis* eingelagert. Ein Theil des Infundibulums und des *Cavum principale* wird durch sie lateral abgeschlossen; der *Recessus sacciformis* dehnt sich in sie hinein aus. Ventralwärts gehen sie in das Bindegewebe über, das in der ventralen Hälfte des vorderen Abschnittes die laterale Kapselwand ergänzt.

Die geringe transversale Ausdehnung des vorderen Abschnittes des *Cavum principale* und des Infundibulums bringt es mit sich, dass die ganze Bindegewebsmasse, die die laterale Begrenzung dieses Raumabschnittes bildet, und in die das *Planum terminale* sowie das Intranasale eingelagert sind, als ein dicker Wulst erscheint, der von lateral und dorsal her sich gegen den vordersten Theil der Nasenhöhle vorwölbt, und unter dem das *Cavum inferius* sich weiter lateralwärts ausdehnt.

Von weiteren Bindegewebswänden ist der schmale Deckenstreifen über dem vordersten Theil des *Cavum medium* zu nennen, der sich vom Vorderrand der *Lamina superior cristae intermediae* bis zur Vorderwand der Kapsel ausspannt; dazu kommen trennende Bindegewebswände im Inneren. Hierher gehören die *Plica terminalis*; die Falte, die den oberen Schenkel des *Recessus alaris* vom oberen Blindsack trennt; Ergänzungsplatten für die *Crista intermedia* und ihre Laminae. Dieselben schliessen sich an den Hinterrand der Crista selbst und an die medialen Ränder der *Lamina superior* und *Lamina inferior* an und gehen medial in das Bindegewebe über, das die *Glandula nasalis medialis* umgiebt. So trennen sie die Schleimhaut des *Cavum principale* von der hinteren Hälfte des *Recessus medialis*, und den medialen hinteren Abschnitt des *Cavum inferius* vom *Cavum medium*. Schliesslich ist noch die *Glandula nasalis medialis* zu nennen als ein Gebilde, das, im hinteren medialen Gebiet des vorderen Nasenkapselabschnittes (hinter der *Crista intermedia*) gelegen, nicht unwesentlich zur Stütze der Nasenhöhlenschleimhaut beiträgt. Speciell das caudale Ende des *Recessus medialis* und die caudale Uebergangspartie des *Cavum medium* und des *Cavum inferius* legen sich an sie an.

4. Die Schleimhaut der Nasenhöhle.
A. Uebersicht.

4. Die Schleimhaut der Nasenhöhle.

A. Uebersicht.

Die Schleimhaut der Nasenhöhle lässt ein Epithel und eine bindegewebige *Lamina propria* unterscheiden. Vom Epithel aus nehmen Drüsen ihre Entstehung, von denen zweierlei Formen auseinander zu halten sind: 1. die kleinen einfach-tubulösen *Glandulae olfactoriae* und 2. grosse zusammengesetzt-tubulöse Drüsen, die *Glandula nasalis medialis* und die *Glandula nasalis lateralis*.

Die Schleimhaut besitzt an den meisten Stellen eine geringe Dicke; nur in wenigen Gebieten ist sie dicker. Eine besondere, gegen das Lumen der Nasenhöhle vorspringende Schleimhautverdickung ist die *Eminentia olfactoria*. Die Verbindung der Schleimhaut mit den Wänden der Nasenhöhle ist fast überall eine ziemlich lose, so dass es leicht gelingt (besonders nach vorheriger Entkalkung in Salpetersäure), den Nasensack aus den Wandungen der Nasenhöhle herauszulösen. Vor Allem gilt dies von der eigentlichen *Pars olfactoria*, die sich hauptsächlich an Skeletwände anlegt. Nur vorn im Gebiet der *Fenestra narina* geht das Bindegewebe, das unter dem Epithel der Nasenhöhle liegt, ohne Grenze in das der Umgebung über.

B. Schichten der Schleimhaut.
1. Das Epithel der Nasenschleimhaut.

B. Schichten der Schleimhaut.

1. Das Epithel der Nasenschleimhaut.

Der wichtigste Unterschied, den die einzelnen Partieen der Nasenschleimhaut darbieten, liegt im Charakter des Epithels. Dreierlei

Formen sind zu unterscheiden. Im Vestibulum findet sich geschichtetes Plattenepithel, wie auf der äusseren Haut; soweit die Schleimhaut das Ausbreitungsgebiet des *N. olfactorius* darstellt, trägt sie Riechepithel, und auf den übrigen Abschnitten findet sich indifferentes Schleim- und Flimmerepithel. Ueber das Plattenepithel ist nichts weiter zu sagen; die beiden anderen Formen des Epithels sind für sich zu betrachten.

Das Riechepithel.

Das Riechepithel.

Vorkommen des Riechepithels.

Riechepithel findet sich im *Cavum principale* und im *Recessus medialis cavi inferioris.* Im *Cavum principale* dehnt es sich über das Dach, die mediale, basale und laterale Wand aus; doch bleiben von der lateralen und medialen Wand sowie vom Boden gewisse Strecken frei davon. Völlig damit ausgekleidet sind der obere (vordere) und der hintere Blindsack, abgesehen davon, dass in dem letzteren inconstante Inseln indifferenten Epithels sich finden können. Stark entwickelt ist das Riechepithel auf der *Eminentia olfactoria.* Vom *Recessus medialis cavi inferioris* werden alle Wände mit Riechepithel bekleidet; hier ist es durch das Fehlen der *Glandulae olfactoriae* vor dem des *Cavum principale* ausgezeichnet.

Der vordere blinde Abschluss des *Cavum principale* wird allseitig vom Riechepithel bekleidet; von der Einmündung des Vestibulums an nach rückwärts ist es im vorderen Abschnitt des *Cavum principale* auf das Dach, die mediale Wand, den Boden und die mediale Wand der *Plica terminalis* beschränkt, lässt aber den dorsalen (grösseren) Abschnitt des lateralen Umfanges frei. Im hinteren Abschnitt des *Cavum principale* dehnt es sich von der Decke aus auch auf die laterale Wand aus, und zwar ungefähr so weit, als diesem Umfang noch Knorpel anliegt (*Cartilago obliqua* und *Planum terminale*), also bis nahe an die *Plica isthmi*, weiter hinten selbst bis an dieselbe heran. Im Gebiet der Choane ist somit die ganze laterale Wand des *Cavum principale* von Riechepithel bekleidet. Was die Verhältnisse am Boden anlangt, so findet sich auch hier Riechepithel in grosser Ausdehnung; besonders hoch ist es auf der *Eminentia olfactoria.* In der Rinne zwischen der Eminentia und dem Septum ist das Epithel ausserordentlich niedrig, und die Frage, ob es sich hier wirklich um Riechepithel handelt, stösst dadurch an Schnittpräparaten auf Schwierigkeiten. Stellenweise ist an dem indifferenten Charakter des Epithels nicht zu zweifeln, während an anderen Stellen die Diagnose Riechepithel ausser durch das Aussehen der Zellen auch durch das Vorhandensein von *Glandulae olfactoriae*, die allerdings wegen der geringen Dicke des Epithels und des subepithelialen Bindegewebes sehr klein sind, wahrscheinlich wird. Ich möchte somit Exner beipflichten, der auf Grund mikroskopischer Untersuchung des Epithels, wie der Vertheilung des Olfactorius, zu dem Schluss kommt, dass gerade in dieser Gegend Inseln von indifferentem Flimmerepithel zwischen dem Riechepithel vorkommen. Auch an dem Theil des Bodens, der

zwischen der *Eminentia olfactoria* und dem Clivus liegt, finde ich indifferentes Flimmerepithel. Was die laterale Ausbreitungsgrenze des Riechepithels am Boden der hinteren Abtheilung des *Cavum principale* anlangt, so finde ich, dass es im Gebiet der Choane sich vom Riechhügel aus bis an den Choanenrand ausdehnt, vor der Choane aber sich medialwärts zurückzieht, so dass ein nach vorn hin breiter werdender Bodenstreifen medial vom Isthmus von indifferentem Flimmerepithel bedeckt ist. Der hintere Blindsack ist auf allen Wänden mit Riechepithel bekleidet, an der Hinterwand fand Exner manchmal Inseln von indifferentem Flimmerepithel.

Dicke des Riechepithels.

Die Dicke des Riechepithels ist nicht überall die gleiche, sondern nimmt i. A. nach der Grenze gegen das indifferente Epithel hin ab, und zwar sowohl im *Cavum principale* wie im *Recessus medialis*.

Sehr dick ist das Epithel an allen Wänden des oberen (vorderen) Blindsackes, ferner an der medialen und dorsalen Wand der hinteren Abtheilung des *Cavum principale*, und am dicksten auf der Höhe der *Eminentia olfactoria*. Geringere Höhe besitzt das Epithel des hinteren Blindsackes, ferner das an den Abhängen der *Eminentia olfactoria* und an der lateralen Wand des Cavums gegen die ventrale Ausbreitungsgrenze hin. Im Choanengebiet bewahrt das Epithel aber auch hier seine bedeutende Höhe bis nahe an die Choane heran. Ganz besonders dünn ist es in der Rinne zwischen der *Eminentia olfactoria* und dem Septum; am Septum beginnt die Dickenzunahme wieder da, wo die Schleimhaut sich an die mediale Nasendrüse anlegt: d. h. in dem Gebiet der Schleimhaut, das der Drüse anliegt, ist das Riechepithel sehr hoch. Vielleicht besteht hier in der That ein gewisser Zusammenhang, darin begründet, dass diese Schleimhautpartieen mehr gegen das Lumen vorgeschoben und somit dem Luftstrom exponirter sind. — Am medialen Umfang des *Recessus medialis* ist die Dicke des Riechepithels sehr bedeutend.

Bau des Riechepithels.

Das Riechepithel baut sich aus dreierlei Formen von zelligen Elementen auf: a) Stützzellen (Epithelialzellen), b) Riechzellen, c) Basalzellen. Die Stützzellen und die Riechzellen erreichen sämmtlich mit ihren peripheren Enden die freie Oberfläche des Epithels; die Stützzellen erstrecken sich von hier durch die ganze Dicke des Epithels bis zur Bindegewebsgrenze, die Riechzellen gehen dagegen in verschiedener Höhe in eine feine Olfactoriusfaser über, die aus dem Epithel in das subepitheliale Bindegewebe übertritt. Die Basalzellen sind niedrige Elemente, die in einfacher Lage zwischen den Basen der Stützzellen liegen. Trotzdem somit das Epithel als ein einschichtiges, allenfalls als ein zweischichtiges zu bezeichnen ist, so liegen die Kerne der Zellen doch in einer ganzen Anzahl von Reihen über einander, da sie in den Zellen selbst sich in sehr verschiedener Höhe befinden. Die äusserste periphere Zone des Epithels ist meist

ganz frei von Kernen; an Stellen, wo das Riechepithel dick ist, besitzt auch diese kernlose Zone eine ansehnliche Dicke, die aber nach den Grenzen des Riechepithels hin abnimmt. Die äusserste Kernreihe besteht in der Hauptsache aus länglichen, ovalen oder stäbchenförmigen Elementen; die Hauptmasse der Kerne ist aber rundlich (Fig. 151).

Die Stützzellen sind härchentragende Schleimzellen, die Riechzellen, die ebenfalls Härchen tragen, repräsentiren die Anfangszellen der Olfactoriusfasern, in die sie übergehen.

Als weitere Elemente finden sich im Riechepithel freie intercellulaere Nervenenden, sowie im *Cavum principale Glandulae olfactoriae*, oder wenigstens die Ausführungsgänge von solchen (Fig. 151). Sie fehlen im Riechepithel des *Recessus medialis* (Figg. 139 bis 141). Soweit das Riechepithel sich ausdehnt, finden sich im unterliegenden Bindegewebe Melanophoren, so dass die Oberfläche des herauspräparirten Nasensackes in diesen Gebieten schwarz marmorirt aussieht. Die Verbreitung der Melanophoren fällt so genau mit der des Riechepithels überein, dass daraus wohl auf einen Zusammenhang irgend welcher Art geschlossen werden darf.

Zellige Elemente des Riechepithels.

a) Stützzellen (Epithelialzellen).

Die Stützzellen (Fig. 149, 150) gehören nach ihrer Structur und ihrem Verhalten gegenüber Farbstoffen zu den Schleimzellen (Ranvier, Dogiel; auch Exner hat schon austretende Schleimpfröpfe beobachtet), an vielen von ihnen ist aber ausserdem noch ein Besatz von Härchen vorhanden (Eckhard, Erichsen, Exner, Colasanti, Dogiel). Nach Dogiel's genauen Untersuchungen sind an jeder Stützzelle zwei Theile zu unterscheiden, ein centraler und ein peripherischer. Der periphere Abschnitt, der meist nur ein Drittel der Gesammtlänge des Zellkörpers (selten zwei Drittel) beträgt, besitzt die Eigenheiten der Schleimzelle; er enthält in seinem unteren Ende den grossen ovalen Kern und lässt ein grobkörniges Fadennetz und eine glashelle Zwischensubstanz unterscheiden. Aussen ist er von einer Membran umschlossen, die in den centralen Zelltheil übergeht; aus dem äusseren Ende der Zelle ragt häufig ein heller Pfropf (Schleimpfropf) hervor. Je nach dem Functionszustand schwankt die Form des peripheren Abschnittes der Stützzellen; er kann sehr stark erweitert, aber auch collabirt sein. Im Allgemeinen ist er cylindrisch gestaltet; auf seiner Oberfläche finden sich Vertiefungen, die von den anliegenden Riechzellen erzeugt werden, und zwar theils mehr rinnenförmige, die von den peripheren Fortsätzen der Riechzellen herrühren, theils tiefere grubenfömige, die durch die Körper der sogenannten Riechzapfen bedingt sind. Das äussere freie Ende der Stützzelle wird von einem schmalen Saume bedeckt, dem meist noch ein Bündel sehr langer und feiner Härchen aufsitzt. Ihr Vorhandensein ist als Regel aufzufassen; sie fehlen jedoch an Zellen, deren schleimiger Abschnitt sehr stark verbreitert, sowie an solchen, bei denen er stark collabirt (entleert) ist; ist ein austretender Pfropf vorhanden, so wird derselbe ent-

weder ringförmig von den Haaren umgeben, oder diese fehlen. v. Ebner (1902) bemerkt, dass es sich bei diesen Härchen auf keinen Fall um Cilien wahrer Flimmerzellen handele, sondern um specifische Bildungen, da ihre Existenz mit secretorischer Function der Zelle verträglich ist. Der centrale Abschnitt der Stützzelle, der gewöhnlich zwei Drittel der Gesammtlänge der Zelle beträgt und bis dicht an das unterliegende Bindegewebe reicht, besitzt seiner ganzen Länge nach die Form einer mehr oder weniger dünnen homogenen Platte. Die Oberfläche derselben ist mit zahlreichen Vertiefungen verschiedener Form und Grösse bedeckt, die von den Körpern der Riechzellen herrühren. Das untere Ende, das sich auch vorher in mehrere dünne Plättchen gabeln kann (Paschutin, Dogiel), geht entweder allein in einen glänzenden Fuss über, dessen Sohle dem unterliegenden Bindegewebe anliegt, oder zerfällt in mehrere dünne Plättchen, die sich mit denen der Nachbarzellen zu einem Netzwerk verflechten und an das Bindegewebe fixirt sind. In dem äusseren Abschnitt der Stützzellen finden sich nach Dogiel oft runde, glänzende Körnchen von gelblicher Farbe, nach v. Brunn reichlich braune oder schwarze Pigmentkörner. Auch Exner beobachtete das Vorkommen von Pigment in den Stützzellen.

Gelegentlich kommen in einer Stützzelle zwei Kerne vor (Dogiel). Die ovalen Kerne der Stützzellen liegen meist in zwei Reihen nahe der Peripherie des Epithels (dessen oberste Kernreihe aber durch die Riechzapfen- und oberflächliche Riechstäbchenkerne gebildet wird); ist der periphere Zellabschnitt sehr lang, so sind die Stützzellkerne bedeutend nach innen gerückt und liegen zwischen den Kernen der Riechzellen. Da die Dicke der Epithelschicht sehr verschieden ist, alle Stützzellen aber durch die ganze Dicke hindurchgehen, so folgt, dass ihre Länge sehr verschieden ist; die Verschiedenheit ist fast ausschliesslich durch den centralen Fortsatz der Zelle bedingt (Paschutin). Eine *Membrana limitans olfactoria*, d. h. eine feine Membran, die die Oberfläche der Stützzellen gleichmässig bedecken und nur für die Riechhärchen feine Poren enthalten soll, wird von v. Brunn (1880) auch für den Frosch als sicher vorhanden hingestellt, von Dogiel u. A. aber bestritten.

b) Riechzellen.

Die Riechzellen (M. Schulze 1856) sind die wichtigsten Elemente der Riechschleimhaut; sie stehen in continuirlicher Verbindung mit den Fasern des Riechnerven und tragen so den Charakter von peripher gelagerten Nervenzellen. Nach ihrer Form können noch verschiedene Arten unterschieden werden, allen aber ist gemeinsam: ein Büschel sehr zarter, durch Reagentien (auch Wasser) leicht zerstörbarer Riechhärchen auf der freien Oberfläche, die länger sind als die Flimmern auf den Zellen gewöhnlichen Flimmerepithels, aber kürzer als die Härchen der Stützzellen, sowie am centralen Ende ein Fortsatz, der sich direct in eine Nervenfaser fortsetzt. Die Länge der Riechzellen ist sehr verschieden, aber nur zum Theil abhängig von der Dicke des Riechepithels; nach v. Brunn beträgt bei *Rana fusca* die Länge der Riechzellen durchschnittlich 0,14 mm. Die Riechzellen können (inconstant) Pigment enthalten. (Es lässt sich also hier beim Vergleich mit den Zuständen bei höheren Thieren ein gewisser Parallelismus mit dem Verhalten des Hautpigmentes constatiren: beim Frosch liegt die Hauptpigmentmasse, sowohl der Haut, wie der Riechschleimhaut, in Melanophoren des subepithelialen Bindegewebes, bei den Säugern in den Epithelzellen selbst.)

M. Schultze und nach ihm viele andere Forscher (Kölliker, Hoyer, Colasanti, W. Krause, Ranvier) sahen an den Härchen des Riechepithels wogende Bewegungen, die aber langsamer, träger sind, als die gewöhnlicher

Flimmerzellen, und auch nicht immer in gleicher Richtung erfolgen, sondern bald in der einen, bald in der andern. Ranvier vermuthet, dass sie den Zweck haben, die die Schleimhaut bedeckende Flüssigkeit umzurühren, um die riechenden Theilchen zum Contact mit den percipirenden Elementen zu bringen. Vermuthlich kommen die Bewegungen den Härchen sowohl der Riech- wie der Stützzellen zu. (M. Schultze, der die Härchen der Stützzellen nicht kannte, schrieb sie nur den Riechhärchen zu.)

Bei Wasserzusatz schrumpfen die Riechhärchen zu einer feinkörnigen Masse zusammen, während die Wimperhaare der Umgebung (in dem indifferenten Epithelgebiet) auch bei Wasserzusatz stundenlang in ungestörter Bewegung verharren. Neben den beweglichen Riechhärchen sah M. Schultze auch unbewegliche, die gewöhnliche Flimmerhaare etwa um das Zwölffache der Länge übertreffen und auch länger sind als die beweglichen Härchen, und von denen immer nur je eines auf einer Riechzelle aufsitzt. Neuere Autoren machen diese Unterscheidung nicht mehr.

Dogiel theilt neuerdings die Riechzellen in drei Arten ein, die sich von einander durch Lage und Form scharf unterscheiden: α) Schultze'sche Riechzellen, β) Riechstäbchen, γ) Riechzapfen. Die beiden ersten Formen werden von Dogiel auch als Riechstäbchen im weiteren Sinne zusammengefasst und den ganz anders gestalteten Riechzapfen gegenübergestellt (Figg. 148, 149, 150).

α) Die Schultze'schen Riechzellen besitzen einen spindelförmigen oder etwas abgerundeten Zellkörper mit einem grossen runden oder ovalen Kern und zwei Fortsätze, einen peripheren und einen centralen. Der periphere geht aus dem verjüngten oberen Ende des Zellkörpers hervor; er ist lang und dünn, beschreibt gewöhnlich einige Biegungen oder ist seiner ganzen Länge nach schlangenförmig gewunden. (Dadurch entstehen Vertiefungen in dem peripheren weichen Theil der Stützzellen.) Sein äusseres Ende geht in einen kurzen Stift über, der ein ganzes Büschel feiner, stark glänzender Riechhärchen trägt. Dieselben sind stets dicker und kürzer als die Härchen der Stützzellen. Der centrale Fortsatz hat die Gestalt eines feinsten, glänzenden, varicösen Fädchens, dessen Länge von der Lage des Zellkörpers abhängig ist und das dem membranösen Theil der Stützzellen eng anliegt. Der Centralfortsatz geht in eine Nervenfaser über. — Die Körper und damit auch die Kerne dieser Zellen liegen in mehreren Reihen, von denen die peripherste unmittelbar unterhalb des schleimigen Abschnittes der Stützzellen folgt.

β) Die Riechstäbchen besitzen einen ovalen, kernführenden Körper und die zwei Fortsätze, die beide dicker sind als die entsprechenden Fortsätze der Schultze'schen Riechzellen. Der periphere Fortsatz ist gleichmässig cylindrisch und läuft in einen kurzen Stift aus, der ein Bündel von Riechhärchen trägt. Der centrale Fortsatz ist stets sehr beträchtlich dicker als der der Schultze'schen Zellen; mit varicösen Anschwellungen versehen. — Auch die Körper der Riechstäbchen liegen in mehreren Reihen; die oberste derselben findet sich noch oberhalb des kerntragenden Abschnittes der Stützzellen. Uebergangsformen zwischen den Riechstäbchen und den Schultze'schen Riechzellen vermochte Dogiel nicht zu finden.

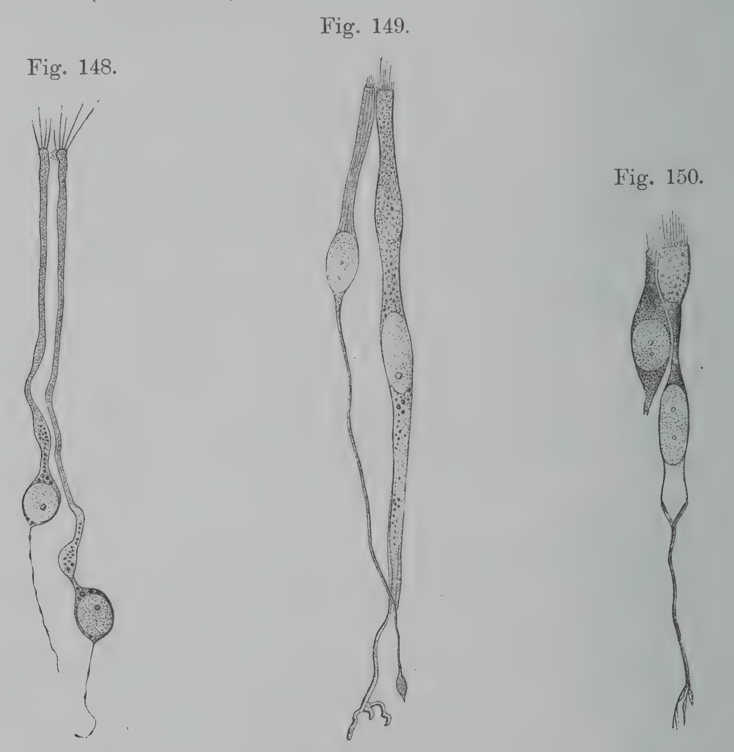
γ) Die Riechzapfen liegen in nur einer discontinuirlichen Reihe im äussersten Theile des Epithels, so dass ein längerer peripherer Fortsatz nicht besteht, sondern das verjüngte, etwas ausgezogene periphere Ende des Zellkörpers selbst die Oberfläche des Epithels erreicht. Es trägt sehr vergängliche Riechhärchen. Der rundliche oder zapfenförmige Zellkörper enthält den grossen Zellkern und zieht sich nach innen in den dicken centralen Fortsatz aus, der aus feinsten

Nervenfibrillen besteht. Die Riechzapfen bedingen an dem schleimigen Theil der Stützzellen ziemlich tiefe Nischen. Die Kerne der Riechzapfen liegen oberflächlicher als die der Stützzellen und bilden mit einigen sehr oberflächlich gelagerten Riechstäbchenkernen die oberste Kernreihe des Epithels überhaupt.

c) Basalzellen.

Die Basalzellen sind abgeflachte, sternförmige Elemente mit grossem Kern und spärlichem Protoplasma, deren Fortsätze sich verzweigen und mit denen der Nachbarzellen vereinen. Sie liegen dem Bindegewebe an, ragen aber zwischen die verzweigten, inneren Enden der Stützzellen empor.

Die Bedeutung dieser Elemente, die von W. Krause (1876) benannt wurden, ist unbekannt (Ersatzzellen?).



Zwei Schultze'sche Riechzellen mit Riechhärchen. Von Rana temporaria (wohl fusca). Nach A. Dogiel.

Stützzelle mit etwas collabirtem, schleimigem, äusserem Fortsatz (rechts) und anliegendem Riechstäbchen (links). Nach A. Dogiel.

Etwas collabirte Stützzelle (rechts) mit anliegendem Riechzapfen (links). Nach A. Dogiel.

Verhalten der Riechnervenfasern im Riechepithel.

Aus dem Bindegewebe der Nasenschleimhaut dringen die feinen Zweige des Olfactorius in das Riechepithel und zerfallen hier (nach Dogiel) in ein ganzes Bündel varicöser Nervenfibrillen, die direct in die Centralfortsätze der Riechzellen übergehen. Manche der Zweige durchsetzen, bevor sie sich aufpinseln, das Epithel erst eine grosse Strecke weit, bei anderen erfolgt die Aufpinselung schon an der

Bindegewebsgrenze. Das Verhalten der gröberen Olfactoriuszweige kommt später zur Sprache.

Nach Dogiel besteht somit weder ein subepithelialer Nervenplexus im Sinne Exner's, noch ein intraepithelialer im Sinne v. Brunns. Durch das Netzwerk, das die verästelten und anastomosirenden centralen Abschnitte der Stützzellen bilden, treten die Olfactoriuszweige nur hindurch.

Versuche mit Durchschneidung des Olfactorius bei Fröschen wurden von Schiff, C. K. Hoffmann, Colasanti, Exner gemacht. Während Colasanti längere Zeit nach der Durchschneidung keine Veränderung der Zellen des Riechepithels fand, sahen C. K. Hoffmann und Exner sowohl die Stützzellen, wie die Riechzellen der fettigen Degeneration verfallen und zwei Monate nach Exstirpation des *Tractus olfactorius* fand Exner aus dem Riechepithel ein mässig hohes, durch keinerlei hervorragende Eigenschaften ausgezeichnetes, flimmerloses Cylinderepithel geworden. — Da, wie jetzt bekannt, thatsächlich die Riechzellen die Ursprungszellen der Olfactoriusfasern bilden, so entspricht das Colasanti'sche Resultat dem, was zu erwarten war; das von C. K. Hoffmann und Exner ist, wie Disse (1901) bezüglich eines ähnlichen, von Lustig an der Kaninchen-Riechschleimhaut erhaltenen Ergebnisses auseinandersetzt, eine Degeneration im Ursprungsgebiet des Riechnerven, als schliessliche Folge der Functionsunterbrechung.

Freie Nervenenden im Riechepithel.

In der Riechschleimhaut des Frosches fanden Babuchin (1872), sowie Retzius (1892) freie intercelluläre Nervenenden, wie sie auch bei anderen Thieren beobachtet worden sind. Die Vermuthung liegt nahe, dass es sich hier um sensible, dem Trigeminus entstammende Elemente handelt.

Historisches zur Lehre vom Riechepithel.

In der Riechschleimhaut des Frosches unterschied zuerst Eckhard (1855) zweierlei Elemente des Epithels: härchentragende Epithelzellen und dazwischen kernhaltige Fasern, und stellte die Hypothese auf, dass entweder die einen oder die anderen dieser Elemente die Enden des Geruchsnerven seien. Nachdem dann auch, fast gleichzeitig, Ecker beim Menschen das Vorhandensein von zwei Zellformen im Riechepithel constatirt hatte, stellte Max Schultze in ausgedehnten Untersuchungen (1856 und 1862) fest, dass bei allen Wirbelthieren in der *Regio olfactoria* zweierlei Arten von zelligen Elementen zu unterscheiden seien: die Epithelialzellen, die mit dem Geruchsnerven in keiner Verbindung stehen, und die Riechzellen, mit „Riechhärchen" besetzte Faserzellen, deren varicöser, centraler Fortsatz wie eine Olfactoriusfaser gestaltet ist und, mit grosser Wahrscheinlichkeit, in eine solche übergeht. Schultze sprach daraufhin auch als fast gewiss aus, dass die varicösen Faserzellen der *Regio olfactoria* Nervenzellen seien. Diese Darstellung erfuhr Widerspruch durch Exner, der in mehreren gründlichen Untersuchungen sich von der fundamentalen Verschiedenheit der beiden Zellformen nicht überzeugen konnte. Beide Zellarten sind nach Exner durch Uebergangsformen verbunden und hängen in gleicher Weise mit dem Riechnerven zusammen, somit ist auch eine wesentliche functionelle Differenz zwischen beiden nicht anzunehmen und die Riechfunction für keine der beiden Formen als bewiesen, aber auch für keine als ausgeschlossen zu betrachten. Abgesehen von dieser Anschauung, die sich durch die modernen Untersuchungsmethoden als irrthümlich herausgestellt hat, enthalten Exner's Arbeiten vielfach genauere und

richtigere Angaben als die der unbedingten Anhänger M. Schultze's. Für Trennung der beiderlei Zellformen, die schon 1858 durch Kölliker bestätigt worden war, trat Paschutin (1873) wieder ein, machte aber auf die Mannigfaltigkeit der Form bei den „Epithelialzellen“ besonders aufmerksam und zeigte, dass auch die Riechzellen sich in ihrer Form und besonders bezüglich ihres peripheren Fortsatzes sehr variabel verhalten. Diese Verschiedenheiten wurden dann von Dogiel (1887) genauer verfolgt und zur Aufstellung von drei Formen von Riechzellen verwerthet (Schultze'sche Riechzellen, Riechstäbchen und Riechzapfen). Auch den Uebergang der Centralfortsätze der Riechzellen in marklose Fasern des Olfactorius nimmt Paschutin an, ohne ihn allerdings direct gesehen zu haben. Babuchin (1872) hält ebenfalls an dieser Vorstellung fest, macht aber ausserdem die wichtige Beobachtung, dass auch Nerven in das Epithel eindringen, die dort wahrscheinlich frei endigen, und meint, dass dies wahrscheinlich sensible Fasern sind. Auch Cisoff (1874) kommt zu einer principiellen Bestätigung der M. Schultzeschen Auffassung und konnte sogar manchmal dünne Nervenbündel in Zusammenhang mit Riechzellen isoliren.

An Goldchloridpräparaten hat auch Dogiel (1887) den directen Uebergang von Olfactoriusfibrillen in die Centralfortsätze der Riechzellen gesehen, der schliesslich durch die modernen Methoden der Untersuchung des Nervensystems als thatsächlich vorhanden angesehen werden kann. An Methylenblaupräparaten wurde er von Ehrlich (1886) zuerst demonstrirt und von Arnstein (1887) bestätigt. (Eine ausführliche, auch die Befunde bei anderen Wirbelthieren berücksichtigende Darstellung der historischen Entwickelung der Lehre vom Riechepithel gab Disse 1901.)

Das indifferente Epithel der Nasenschleimhaut.

Das indifferente Epithel der Nasenschleimhaut.

Das indifferente Epithel der Nasenschleimhaut besteht aus Flimmerzellen und Schleimzellen. Das Epithel ist ein mehrzeiliges; die Kerne liegen in mehreren Reihen über einander.

Flimmerzellen und Schleimzellen sind nicht gleichmässig vertheilt. An manchen Stellen finden sich fast oder ganz ausschliesslich Flimmerzellen, während an anderen die Schleimzellen prävaliren, doch scheint eine bestimmte Gesetzmässigkeit der Vertheilung nicht zu bestehen. Die Dicke des Epithels und damit die Zahl der über einander liegenden Kernreihen ist verschieden; verhältnissmässig dünn ist es im Infundibulum. An der lateralen Wand des *Cavum principale*, ventral von der Grenze des Riechepithels, oberhalb der Wurzel der *Plica isthmi*, finden sich kryptenförmige Einsenkungen im Gebiete des indifferenten Epithels, hauptsächlich von Schleimzellen ausgekleidet.

Epithelkörperchen. An dieser Stelle mag ein kleines Körperchen erörtert werden, das nach meinem Befunde vom Epithel des *Cavum medium* abstammt. Es liegt als ein solider kleiner Knoten in dem Bindegewebe, das den *Recessus medialis cavi inferioris* vom *Cavum principale* trennt, lateral von Schläuchen der medialen Nasendrüse, medial von der medialen Kante des *Cavum medium*, dicht vor der Communication des *Cavum medium* mit dem *Cavum inferius*. (In Fig. 141 sichtbar, aber nicht bezeichnet.) Der ovale Körper wird nach aussen von einer festen, fibrösen Kapsel abgeschlossen und enthält in seinem Inneren in einem feinen Reticulum zellige Elemente, die theils Rundzellen, theils grössere epithelartig aussehende Gebilde darstellen. Auch Gefässquerschnitte werden in ihm gefunden. Schon auf Larvenstadien vor der Metamorphose vermag ich ihn nach-

zuweisen und hier bildet er eine solide Epithelknospe, die mit dem Epithel am medialen Umfang des *Cavum medium* zusammenhängt, dicht vor der Communication des *Cavum medium* mit dem *Cavum inferius*, und medialwärts gerichtet ist. Der Körper findet sich bei *Rana fusca* wie bei *Rana esculenta*, und ist noch bei 5 cm langen *Ranae esculentae* vorhanden. Bei einem Exemplar einer solchen finde ich die Epithelzellen, bei einem anderen die Rundzellen überwiegen. In dem einen erstreckt sich ein kleines Divertikel vom *Cavum medium* aus gegen das Körperchen. Ob der Körper bei alten Thieren ganz zu Grunde geht, vermag ich nicht zu sagen.

Da der Körper stets zu finden war, so kann er keine zufällige Bildung darstellen; welche Bedeutung ihm aber zukommt, entzieht sich bisher der Beurtheilung. Ihn als Ausdruck dafür anzusehen, dass das *Cavum medium* früher eine grössere Ausdehnung gegen das Septum hin besass, geht wohl schwer an, da gerade die Frösche, soweit bekannt, die höchste Entwickelung der Blindsackbildungen aufweisen. Bei Hinsberg finde ich von der Epithelknospe und ihrem Schicksal nichts erwähnt; auch sonst habe ich nichts über sie gefunden.

2. Das Bindegewebe der Nasenschleimhaut.

2. Das Bindegewebe der Nasenschleimhaut.

Fast durch die ganze Nasenhöhle hindurch lässt sich eine den Epithelsack umgebende und innig mit ihm verbundene Bindegewebsschicht als bindegewebige Grundlage (*Lamina propria*) der Nasenschleimhaut auffassen. Mit der Umgebung ist diese Schicht nur lose verbunden; wie es scheint, liegen zwischen ihr und den festeren umgebenden Wänden reichliche Lymphgefässe. Jedenfalls findet man in fixirten Präparaten die Schleimhaut sehr häufig von den Wandungen der Nasenhöhle abgelöst; und zwar nicht nur von dem Innenperichondrium der Nasenkapsel und von dem Innenperiost der Knochen, die zur Begrenzung beitragen (Vomer, Maxillare, Nasale, Intranasale), sondern auch von dem Bindegewebe, das die basale und die hintere laterale Skeletlücke verschliesst und an beiden Stellen geradezu Verschlussmembranen bildet. Anders steht die Sache nur im Gebiet der *Fenestra narina*, unter und hinter dem Nasenflügelknorpel. Hier legt sich das Epithel der Nasenhöhle an die Bindegewebsmassen an, die direct in das Bindegewebe der Umgebung übergehen, so dass eine besondere Schleimhautschicht nicht abgrenzbar ist.

Die *Lamina propria* besteht aus feinfaserigem, sehr zellreichem Gewebe, das an den meisten Stellen nur eine dünne Schicht bildet. Es schliesst Capillaren, Nervenzweige und Leukocyten ein, dazu im Gebiete des Riechepithels noch Melanophoren (S. 653) und in der *Regio olfactoria* des *Cavum principale* die *Glandulae olfactoriae*. Grössere Ansammlungen von Rundzellen werden im subepithelialen Gewebe des *Recessus lateralis*, manchmal auch des Isthmus, beob-

achtet. An den meisten Stellen bildet diese dünne subepitheliale Lage die einzige Schicht des Schleimhautbindegewebes; nur in beschränkten Gebieten kommt hierzu noch eine äussere, dickere, aber lockere Masse, in die gröbere Gefäss- und Nervenstämme eingelagert sind. Es gilt dies für die *Eminentia olfactoria*, für das Schleimhautgebiet des *Cavum principale*, in dem sich die *Glandula nasalis medialis* ausdehnt, für den hinteren Blindsack und im Anschluss hieran eine Strecke weit für den dorsalen und ventralen Umfang des *Cavum principale*, für die *Plica isthmi* und für den *Recessus medialis cavi inferioris*, soweit sich an ihm die *Glandula nasalis medialis* und die *Glandula intermaxillaris* ausbreiten.

Im vorderen Gebiet der Nasenhöhle, wo die Wände verschiedener Räume ohne trennende Skeletwände zur Berührung kommen, sind die subepithelialen Bindegewebslager entweder gut von einander abgrenzbar oder erscheinen zusammengeflossen. Das erste gilt von den Schleimhäuten des *Recessus medialis cavi inferioris* und des *Cavum principale*, die jede für sich von einer Melanophorenlage umgeben und von einander durch besondere Bindegewebspartieen getrennt werden, das letzte vom *Cavum medium* und *Cavum inferius*.

Im Bereiche des *Cavum principale* wird, soweit sich Riechepithel ausdehnt, die subepitheliale, feinfaserige und zellreiche Gewebslage, die *Glandulae olfactoriae*, feinere Nervenäste (des Olfactorius und Trigeminus), sowie Capillaren einschliesst, durch eine zusammenhängende Schicht von Melanophoren nach aussen hin begrenzt, die an der Grenze des indifferenten Epithels aufhört. Ganz besonders dünn ist diese Gewebslage in der paraseptalen Bodenrinne zwischen der *Eminentia olfactoria* und dem Septum; eine verhältnissmässig beträchtliche Dicke erreicht sie in dem vorderen, hoch gelegenen Theil des *Cavum principale*, wo auch die *Glandulae olfactoriae* besonders gross sind, und vor Allem im Gebiet der *Eminentia olfactoria*. Im Bereiche des indifferenten Epithels fehlen in dem ebenfalls dünnen subepithelialen Bindegewebe die *Glandulae olfactoriae* und die Pigmentzellen, dagegen sind die Capillaren besonders zahlreich. Am lateralen Umfang des *Cavum principale* im Gebiet der *Fenestra narina* ist ein selbstständiges Schleimhautbindegewebe nicht ausgebildet; das Epithel legt sich der Bindegewebsmasse an, der die *Glandula nasalis lateralis* und die später zu schildernden glatten Muskeln eingelagert sind.

An den meisten Stellen liegt das dünne subepitheliale Stratum des *Cavum principale* direct an festen Wandungen und ist mit dem Periost resp. Perichondrium derselben lose verbunden. Von einem zweiten äusseren Lager lockeren Gewebes umgeben ist zunächst der hintere Abschnitt des hinteren Blindsackes. Es dehnt sich caudal, dorsal, medial und ventral von dem letzteren aus, enthält die groben Olfactoriuszweige, die beiden Ophthalmicusäste und die Aeste der *Vasa orbitonasalia* eingelagert, füllt den vorderen trichterförmigen Raum des Ethmoideums hinter dem Nasensack aus und setzt sich auf dem dorsalen, wie auf dem ventralen Umfang des letzteren, in Begleitung der gröberen Nervenäste, eine

Strecke weit nach vorn fort, ventral weniger weit als dorsal, und dorsal wieder in den medialen Partieen weiter als lateral. Das Gewebe gleicht embryonalem Bindegewebe; es besteht aus sternförmigen Zellen, deren Ausläufer anastomosiren.

Eine zweite Ursache zur Ausbildung eines besonderen dickeren Lagers „submucösen“ Gewebes ist die *Glandula nasalis medialis.* Sie ist mit den vielen Nervenästen (Nn. I und V), die sie durchsetzen, in lockeres Gewebe eingehüllt, das sich dorsal in das hier befindliche, die gröberen Olfactoriusäste und den *N. medialis nasi* nebst den Begleitgefässen umgebende Gewebe fortsetzt. Die ganze äussere Bindegewebsschicht wird von der inneren dichteren Lage durch die erwähnte Melanophorenlage abgesetzt, ist aber auch ihrerseits von Melanophoren umgeben und durchsetzt. Streckenweise sind somit sehr deutlich zwei Melanophorenlagen unterscheidbar, eine innere und eine äussere; beide gehen in den lateralen Gebieten des Daches der Nasenhöhle in einander über. Vorn setzt sich diese submucöse Schicht an den *Recessus medialis cavi inferioris* fort und trennt auch diesen vom *Cavum principale.* Endlich wäre noch die *Eminentia olfactoria* als Gebiet einer besonderen Schleimhautverdickung zu nennen. Hier folgt unter dem stark verdickten Riechepithel, dem die Hügelbildung zum Theil auch zuzuschreiben ist, eine subepitheliale, ziemlich dicke, aber lockere Schicht sehr feiner Fasern, zwischen denen zahlreiche zellige Elemente liegen, und vereinzelte dicke, kräftige Bindegewebsfasern vertical hindurchtreten. Diese Schicht schliesst die *Glandulae olfactoriae* ein. Darunter folgt dann eine festere Schicht, die die gröberen Olfactoriusäste und Gefässe einschliesst und die Verbindung der Schleimhaut mit dem Perichondrium der Nasenkapsel und dem Periost des Vomers vermittelt.

Löst man die Schleimhaut des *Cavum principale* von den Wandungen los, so erhält man diesen ganzen Theil des Nasensackes als einen zum grössten Theil auf seiner Aussenfläche schwarz marmorirten Sack, durch dessen oberflächlich dünne Pigmentzellschicht die Olfactoriusäste hindurchschimmern, während ihm die Ophthalmicusäste und die sie begleitenden Gefässe eng aufliegen, ohne von der Pigmenthaut überzogen zu werden. Doch sind auch diese Gebilde dem Schleimhautsack fest verbunden, ebenso wie die *Glandula nasalis medialis.*

Im Isthmus und im *Recessus lateralis* der hinteren Hälfte der Nebennasenhöhle, abgesehen von der *Plica isthmi*, folgt unter dem Epithel ein dünnes, feinfaseriges Bindegewebslager mit sehr zahlreichen Gefässen und vielen zelligen Elementen. Eine ausgedehnte dicke Masse von Leukocyten findet sich an der lateralen Kante des *Recessus lateralis* im Maxillare; sie beginnt vorn schon über der *Glandula intermaxillaris* und reicht weit nach hinten (Fig. 143). Das subepitheliale Bindegewebe ist mit dem Innenperiost des Maxillare, den Verschlussmembranen der lateralen und der basalen Skeletlücke, sowie mit dem inneren Periost des Vomers nur lose verbunden und löst sich leicht los; es scheinen auch hier Lymphgefässe zu liegen. Im Gebiete der *Plica isthmi* liegt unter der sehr dünnen subepithelialen Schicht als Hauptmasse der Plica ein lockeres, feinfaseriges Gewebe, das vorn, im Anschluss an den knorpligen *Processus lingularis*, etwas festere Partieen eingelagert enthält, während sich hinten, im Bereich des wulstförmigen Plicaabschnittes, Schläuche der Rachendrüse hier hinein vorschieben, und zum Theil auch auf der freien Oberfläche der Plica ausmünden.

Das dünne, subepitheliale Gewebe des unteren Blindsackes ist nur im Bereich des *Recessus medialis* von einer zweiten, äusseren, lockeren Gewebsschicht umgeben, die der Einlagerung von Drüsenschläuchen (*Glandula nasalis medialis* hinten, Schläuche der *Glandula intermaxillaris* vorn), sowie zahlreichen

Nerven ihre Entstehung verdankt. Das subepitheliale Stratum des *Recessus medialis* entbehrt der *Glandulae olfactoriae*, ist aber von einer dicken Melanophorenschicht umgeben, die es von der äusseren, ebenfalls Melanophoren führenden Schicht abgrenzen. Diese äussere Schicht trennt auch hinter dem freien Rande der *Crista intermedia* die Schleimhaut des *Recessus medialis* von der des *Cavum principale* und enthält hier den oben (S. 658) erwähnten Epithelkörper eingelagert. Fast überall ist das Schleimhautbindegewebe des unteren Blindsackes nach aussen gut abgrenzbar und mit der Umgebung lose verbunden (auch an dem Theil des Sackes, der sich aus dem Kapselraum lateralwärts herausstülpt und sich an die *Glandula intermaxillaris* und an die Verschlussmembran der lateralen Skeletlücke anlegt). Nur da, wo die dorsale Wand des unteren und die ventrale des mittleren Blindsackes ohne Intervention von Skelettheilen einander nahe kommen, besteht lediglich eine einheitliche trennende Lage lockeren gefässreichen Bindegewebes, das sich an den medialen Rand der *Lamina inferior cristae intermediae* anschliesst und weder dem einen noch dem anderen Raum als Eigenwand zugezählt werden kann. — In das subepitheliale Stratum an der lateralen Kante des unteren Blindsackes setzt sich von hinten her der schon erwähnte Leukocytenhaufen fort.

Das subepitheliale Stratum des *Cavum medium* ist fast überall dünn und gut begrenzt; nur da, wo der ventrale Umfang des mittleren und der dorsale des unteren Cavums einander berühren, ist, wie bemerkt, eine etwas dickere einheitliche Bindegewebslage vorhanden.

Das Epithel des *Recessus alaris* wird von der Innenfläche der *Cartilago alaris* durch ein Bindegewebslager getrennt, das nach hinten hin dicker wird und am hinteren und ventralen Rand des Nasenflügelknorpels in den Bindegewebswulst übergeht, der im caudal-ventralen Gebiet der *Fenestra narina* den Raum der Nasenkapsel nach aussen abschliesst. Diese Bindegewebsmasse bildet die laterale Wand eines Theiles des *Cavum principale* sowie des Infundibulums, ferner die Begrenzung des hinteren Theiles des Vestibulums, und enthält schliesslich den *Recessus sacciformis*. Besondere, den genannten Räumen zuzurechnende Schleimhautpartieen sind aus ihr aber nicht differencirt. Sie enthält den aufsteigenden Theil des lateralen Schenkels des Intranasale und die *Glandula nasalis lateralis* eingelagert, die von dem Epithel der Nasenhöhle nur durch dünne Bindegewebslagen getrennt bleibt. Ausserdem liegen hier die später zu schildernden glatten Muskeln. — Die *Plica terminalis* endlich ist eine Bindegewebsfalte von einheitlich lockerem zellig-faserigen Charakter.

C. Drüsen der Schleimhaut.

C. Drüsen der Schleimhaut.

Wie schon bemerkt, sind zweierlei Arten von Drüsen in der Nasenschleimhaut zu unterscheiden: die *Glandulae olfactoriae* und grössere verästelt-tubulöse Drüsen. Von letzteren sind beim Frosch zwei vorhanden: die *Glandula nasalis medialis* (*septalis*) und die *Glandula nasalis lateralis*. Auch von den verästelt-tubulösen Einzeldrüschen, deren Complex in seiner Gesammtheit die bereits bei den Drüsen der Mundhöhle (S. 27) geschilderte Rachendrüse bildet, setzen sich einige, in die Substanz des hinteren Theiles der *Plica isthmi* eingelagert, eine Strecke weit nach vorn fort und

kommen auf der Ventralfläche der Plica (medial) zur Ausmündung in das Choanengebiet hinein. Die *Glandula intermaxillaris* endlich hat mit der Nasenhöhle selbst nichts direct zu thun, doch schieben sich einige ihrer Schläuche durch die *Fenestra nasobasalis* in den Raum der Nasenkapsel und liegen hier dem medialen Umfang des *Recessus medialis cavi inferioris* an.

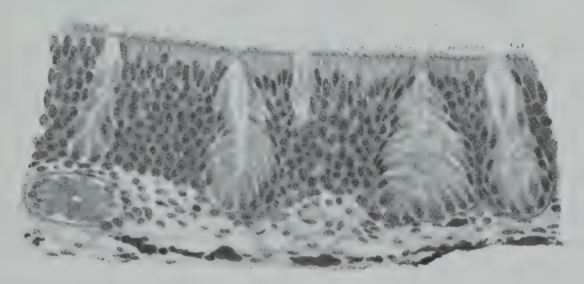
Das Secret der *Glandulae olfactoriae* sowie das der medialen Nasendrüse befeuchten Riechepithel und dürften somit für die Riechfunction von Bedeutung sein (s. den Abschnitt über die Function der Nasenhöhle); das Secret der lateralen Nasendrüse spielt vielleicht beim Verschluss des Nasenloches eine Rolle.

Glandulae olfactoriae (Bowman'sche Drüsen).

Glandulae olfactoriae.

Im Bereiche des Riechepithels des *Cavum principale* kommen zahlreiche einfach-tubulöse Drüsen, *Glandulae olfactoriae*, vor (Fig. 151).

Fig. 151.



Riechepithel mit Glandulae olfactoriae. Vom Dach der hinteren Hälfte des Cavum principale (Rana esculenta).

Ihre Grösse ist sehr verschieden; manche von ihnen sind ganz auf die Epithelschicht beschränkt und in diese eingebettet, ohne in das unterliegende Gewebe vorzudringen, andere wieder durchsetzen die Epithelschicht nur mit ihrem engen Ausführungsgang und erweitern sich erst jenseits derselben zu einem kleinen rundlichen oder länglichen, häufig gewundenen Säckchen. Im Uebrigen ist ihre Form durchaus nicht immer sehr regelmässig, neben den mehr geraden, birn- oder flaschenförmigen kommen retortenförmig gekrümmte vor; nicht selten findet sich eine am blinden Ende getheilte Drüse. Die Drüsen finden sich an der genannten Localität fast durchweg in grosser Anzahl und stehen stellenweise so nahe bei einander, dass das Epithel zwischen ihnen auf dem Durchschnitt schmale dreieckige, mit der Spitze abwärts gekehrte Segmente bildet. Sehr gross sind die Drüsen im oberen Blindsack; hier liegen ihre Körper gewöhnlich im subepithelialen Ge-

webe; im hinteren Blindsack sind sie sehr klein. Am kleinsten und spärlichsten sind sie in der paraseptalen Rinne, medial von der *Eminentia olfactoria*, wo sowohl das Epithel wie das Bindegewebe der Schleimhaut sehr dünn sind. Auf der *Eminentia olfactoria* sind sie gross, stehen aber nicht sehr dicht. Im Uebrigen zeigen verschiedene Individuen Schwankungen bezüglich Grösse und Zahl der *Glandulae olfactoriae*; während in manchen Fällen das Epithel ganz erfüllt ist von kleinen birnförmigen Drüsen, scheint es in anderen der Drüsen auf grosse Strecken fast zu entbehren: in letzterem Falle sind die Ausführungsgänge dünn und lang, und die Drüsenkörper liegen im subepithelialen Gewebe. Im *Recessus medialis* fehlen *Glandulae olfactoriae* völlig.

Soweit der Drüsenkörper in das Bindegewebe eingebettet ist, wird er von einer dünnen kernhaltigen *Membrana propria* (Paschutin) umgeben. Die Drüsenzellen sind hoch cylinderförmig und liegen in einer Schicht, wobei sie sich dachziegelförmig in der Art decken, dass das der *Membrana propria* zugekehrte Zellende zugleich gegen den Grund der Drüse hin gerichtet ist. Die runden Kerne liegen nahe der Zellbasis. An Hämatoxylin-Eosin-Präparaten finde ich die äussere kernhaltige Zone des Zellleibes, die die viel kleinere ist, hellviolett, die viel grössere innere Zone von lebhaft roth gefärbten, glänzenden Granulis erfüllt. Die Ausführungsgänge sind oft nicht scharf gegen den Körper der Drüse abgesetzt; der Gang schliesst sich vielmehr meist breit an den Körper an und verjüngt sich nur allmählich gegen die Mündung hin. Häufig finde ich innerhalb des Epithels noch einmal eine bauchige Erweiterung des Ganges dicht unter der Mündung, die stets eng ist. Auch das Epithel des Ganges ist noch das gleiche wie im Drüsenkörper, nur dass die Zellen mit zunehmender Enge des Ganges noch schräger gelagert sind, also sich noch stärker dachziegelförmig decken. Im Uebrigen enthalten sie auch die eosinophilen Granula, so dass auch eine functionelle Differenz zwischen „Drüsenkörper“ und „Ausführungsgang“ nicht bestehen dürfte, sondern die ganze Einsenkung wohl ein secernirendes Säckchen darstellt. Nur an den grösseren Drüsen, die weit in das subepitheliale Bindegewebe hineinreichen, ist dieser breitere Theil etwas deutlicher von dem engen Gang, der durch das Epithel tritt, abgesetzt. — Die in Eosin stark färbbaren Granula hat auch v. Ebner (1902) beobachtet. Dogiel rechnet die *Glandulae olfactoriae* des Frosches zu den serösen Drüsen; Schleim produciren sie jedenfalls nicht.

Grosse Drüsen der Nasenschleimhaut.
a) Glandula nasalis medialis.

Grosse Drüsen der Nasenschleimhaut.

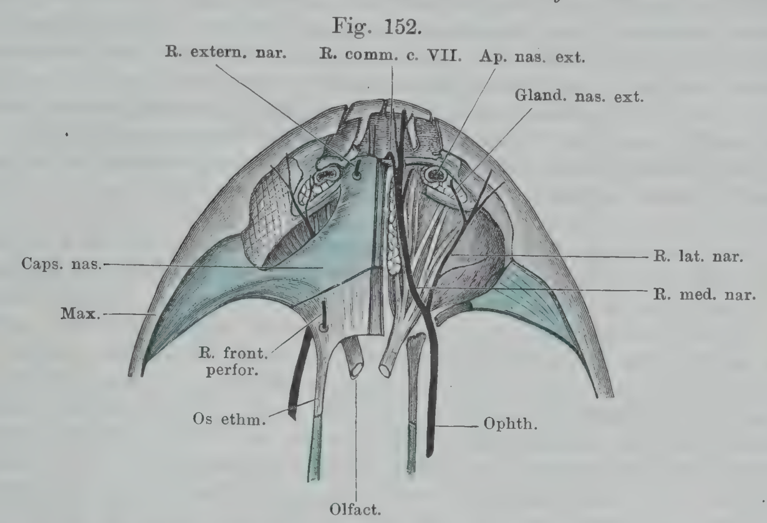
a) *Glandula nasalis medialis.*

(Untere Nasendrüse, Born. *Gl. Jacobsonii*, Seydel.)

Die mediale Nasendrüse, die ihr Secret in den unteren Blindsack ergiesst, besitzt einen mächtigen Körper, der dem *Septum nasi* im hinteren Abschnitt der Nasenhöhle anliegt (Fig. 152) und sich von hier aus in das *Cavum inferius* der vorderen Kapselhälfte vorschiebt. Ihre

Hauptmasse liegt im vorderen Theil des hinteren Abschnittes der Nasenkapsel (Fig. 143); die eine Seite ruht auf dem Boden der Nasenkapsel, eine zweite liegt dem Septum an und die dritte blickt dorsal- und lateralwärts: über sie hinweg steigt der Boden des *Cavum principale* nach vorn hin auf (Figg. 142, 143). Dieser Theil der Drüse umgiebt zugleich den *Recessus medialis cavi inferioris* von hinten,

Fig. 152.



Endäste des R. ophthalmicus Trigemini. Nasenkapsel blau. Linkerseits ist nur das Nasale fortgenommen, rechterseits die ganze Decke der Nasenkapsel, um den Verlauf des Trigeminus über den Nasensack zu zeigen. Die Aeste des Olfactorius sind weiss angedeutet. Cavum praesanale ausgeräumt.

dorsal, medial, ventral und lateral (Fig. 142) und schiebt Fortsetzungen nach vorn hin vor, besonders am dorsalen und ventralen Umfang des *Recessus medialis.* Caudalwärts reicht der Drüsenkörper, an Dicke abnehmend, neben dem Septum selbst bis in das Gebiet des hinteren Blindsackes. Bemerkenswerth ist noch, dass im vorderen Gebiet der hinteren Nasenkapselhälfte die Drüse nur dem unteren dünneren Theil des Septums anliegt, weiter hinten aber, in dem Maasse als die dorsale Verdickung des Septums geringer wird, sich auch mehr dorsalwärts ausdehnt (Fig. 144).

Der Ausführungsgang der Drüse ist kurz; er entsteht aus dem Zusammenfluss von drei oder vier Gängen, lateral von dem hinteren blindsackförmigen Theil des *Recessus medialis.* Die Gänge nehmen die Schläuche der lateralen, hinteren, ventral-medialen und dorsal-vorderen Partie der Drüse auf; der aus ihrer Vereinigung entstandene Gang läuft nur eine kurze Strecke weit lateral von dem hinteren Theil des *Recessus medialis* nach vorn und mündet dann am ventralen

Umfang des unteren Blindsackes, und zwar am Anfang des hinteren blinden Abschnittes des *Recessus medialis* genau an der Grenze des Riechepithels (Fig. 141).

Ihrem Bau nach ist die Drüse als verästelt-tubulös zu bezeichnen; sie besteht aus langen gewundenen und verästelten Schläuchen, die in die Ausführungsgänge einmünden. Die Schläuche werden durch lockeres, von Olfactorius-, Trigeminusästen (*R. medialis nasi*) und Gefässen durchsetztes, Melanophoren führendes Bindegewebe von einander gleichmässig getrennt; eine Zerlegung des Drüsenkörpers in Lappen oder Läppchen besteht nicht, und der Drüsendurchschnitt bietet somit überall ein gleichförmiges Aussehen. Das intertubuläre Bindegewebe hält die Drüsenschläuche zusammen; es geht in das subepitheliale Schleimhautgewebe sowohl des *Cavum principale*, wie des *Recessus medialis* über, ist aber von beiden Gewebslagern durch die dichten Melanophorenschichten abgesetzt, die die letzteren umgeben. Eine besondere Umhüllungsschicht besitzt die Drüse nicht.

Die Schläuche besitzen ein relativ weites Lumen, das von einer einfachen Lage nicht sehr hoher Cylinderzellen ausgekleidet wird. An diesen ist eine breite, in Hämatoxylin färbbare, den Kern enthaltende Aussenzone und eine schmale Innenzone unterscheidbar, die feine, in Eosinroth färbbare Körnchen enthält. Die ausführenden Schlauchabschnitte sind nicht durch ihr Caliber, sondern nur durch den Besitz eines einschichtigen Flimmerepithels von den secernirenden Abschnitten unterschieden. (Hoyer, der die mediale Nasendrüse des Frosches bereits kennt und abbildet [1857], sah einmal in einem Drüsenbläschen ein Paar Luftbläschen in rotirender Bewegung. Diese Erscheinung dürfte sich durch die Flimmern der Ausführungsgänge erklären.) — Die Bezeichnung der medialen Nasendrüse als Schleimdrüse ist nach dem Gesagten wohl nicht berechtigt.

b) Glandula nasalis lateralis.

b) *Glandula nasalis lateralis.*

(Obere Nasendrüse, Born. *Gl. nasalis externa*, Seydel.)

Die laterale Nasendrüse, die in das *Cavum principale* einmündet, ist weniger mächtig als die mediale, immerhin stellt sie auch ein ansehnliches Gebilde dar. Ihr Körper liegt aussen von dem *Planum terminale cart. obl.*; vor dem Vorderrand desselben ist er eingebettet in den dicken Bindegewebswulst, der hier das *Cavum principale* und weiterhin das Infundibulum lateral begrenzt (Fig. 152). Dabei liegt er lateral vom Intranasale (Fig. 141), dorsal vom *Ductus nasolacrimalis*. Der vorderste Theil der Drüse liegt lateral vom *Recessus sacciformis* (Fig. 140).

Die Drüse besitzt einen dicken und langen Ausführungsgang, der von hinten und ventral her nach vorn aufsteigend verläuft und in den lateralen Umfang des *Cavum principale*, dicht hinter dem Vestibulum, einmündet. Die Mündung läuft auf die mediale Fläche der *Plica obliqua* aus (s. Fig. 142, in der der hintere Rand der Mündung angeschnitten ist).

Der Bau der lateralen Nasendrüse ist einfacher als der der medialen. Während der Ausführungsgang der letzteren sich aus mehreren Gangabschnitten sammelt, münden in der lateralen Nasendrüse die verästelten gewundenen Schläuche alle von den Seiten her in den Hauptausführungsgang ein. Das Lumen der Schläuche ist verhältnissmässig weit und stets deutlich; die auskleidenden Zellen sind Cylinderzellen, die in einfacher Schicht liegen und zwei ziemlich gleich grosse Zonen unterscheiden lassen, eine äussere kernführende in Hämatoxylin, und eine innere, in Eosin färbbare. Die letztere ist grösser als an der medialen Nasendrüse, so dass das Aussehen der Zellen der lateralen Nasendrüse sehr dem der Zellen der *Glandulae olfactoriae* gleicht. Auch den Ausführungsgang finde ich mit dem gleichen Epithel ausgekleidet, ohne Flimmern.

Das Bindegewebe, in das die Drüsenschläuche eingelagert sind, ist kräftig, ohne Melanophoren, aber von glatten Muskelzellen durchsetzt, die auch aussen um die Drüse herum liegen. Hier verdichtet sich das Bindegewebe zu einer besonderen umhüllenden Kapsel. Im Gebiet der Drüse vertheilt sich der *N. lateralis nasi* (N. V, 1).

Dem Gesagten zu Folge darf auch die laterale Nasendrüse sicherlich nicht kurzweg als Schleimdrüse bezeichnet werden.

D. Nerven der Schleimhaut.

D. Nerven der Schleimhaut.

In der Schleimhaut der Nasenhöhle verbreiten sich einerseits die Aeste des Olfactorius, andererseits solche des Trigeminus. Ueber den Verlauf und das feinere Verhalten sympathischer Nerven ist Specielles bisher nicht bekannt.

1. Der *N. olfactorius* theilt sich, nachdem er durch das *Foramen olfactorium* den Raum der Nasenkapsel betreten hat, in ein grösseres dorsales und ein kleineres ventrales Bündel von Aesten, die vom hinteren Zipfel des hinteren Blindsackes aus auf die dorsale und ventrale Oberfläche des Nasensackes divergirend ausstrahlen. Die Aeste der medialen Wand stammen meist vom dorsalen Bündel, und von diesem kommen auch die meisten, wenn nicht alle Aeste, die zum *Recessus medialis* gehen. Diese Aeste sowie viele von denen, die zum medialen Umfang der hinteren Abtheilung des *Cavum principale* gelangen, durchsetzen die mediale Nasendrüse. Ein langer Ast, der zum *Recessus medialis* verläuft, spaltet sich schon ganz hinten vom dorsalen Bündel ab und zieht in medialer Lage neben dem *Septum cartilagineum* zwischen den Schläuchen der medialen Nasendrüse nach vorn.

Beim Abgang vom *Lobus olfactorius* erhält jeder *N. olfactorius* Fortsetzungen der Hirnhüllen als bindegewebige Scheiden. Es setzen sich also (ich folge hier noch den im zweiten Theil gebrauchten Bezeichnungen) sowohl die primäre Gefässhaut (*Pia mater*), wie das neurale Blatt der *Dura mater* auf den Olfactorius fort, Anfangs noch (durch eine Fortsetzung des Subduralraumes) von einander getrennt, später enger verbunden. Diese beiden Hüllen liegen dem Nerven ziemlich eng an und begleiten ihn durch den *Canalis olfactorius* des Ethmoideums

in die Nasenkapsel. Innerhalb dieses *Canalis olfactorius* werden sie von der bindegewebigen Auskleidung desselben (die eine directe Fortsetzung des periostalen Durablattes der Schädelhöhle ist) durch einen weiten Lymphraum, die Fortsetzung des Interduralraumes, getrennt. Beim Uebergang aus dem engen *Canalis olfactorius* in die weite Nasenkapselhöhle spaltet sich schliesslich von der bindegewebigen Auskleidung des Canales noch eine besondere sehr kräftige fibröse Hülle ab (stellenweise sogar von faserknorpligem Charakter), die sich ebenfalls auf den Nerven fortsetzt und weiterhin auf seine Aeste übergeht. Auch die Fortsetzung des Interduralraumes, durch die diese kräftigste Hülle (die also als Fortsetzung des periostalen Durablattes aufgefasst werden kann) von der inneren Durascheide getrennt wird, ist noch eine Strecke weit auf den Olfactoriusästen nachweisbar. Die Theilung des Olfactorius in ein dorsales und ein ventrales Astbündel erfolgt noch innerhalb der einheitlichen äusseren Duralscheide. Wo die beiden Bündel sich trennen, erhält jedes seine eigene Fortsetzung dieser Scheide, die weiterhin auf die einzelnen Aeste übergeht.

Die Olfactoriusäste liegen zunächst in der mehr lockeren tieferen Schicht des subepithelialen Bindegewebes. Auf ihrem weiteren Verlauf zerfallen sie in feinere Zweige, die sich dem Epithel nähern, theilweise anastomosirend, und die Blutgefässe umflechten (Dogiel). Dann erreichen sie die Epithelgrenze, durchsetzen die Schicht der Basalzellen und gelangen so in das Riechepithel, wo sie in Bündel varicöser Nervenfibrillen zerfallen, die direct in die Centralfortsätze der Riechzellen übergehen. Dies Verhalten wurde schon oben geschildert; ebenso wurde bemerkt, dass weder ein subepithelialer, noch ein intraepithelialer Plexus der Olfactoriusfasern besteht, und dass die Zweige durch das von den basalen Theilen der Stützzellen gebildete Netzwerk nur hindurchtreten.

Als auffallende Thatsache berichtet Dogiel (für *Rana temporaria*, wohl *fusca*), unter den Fasern des Olfactorius, die der Hauptsache nach marklos sind, auch einige markhaltige und sogar ganze Bündel solcher beobachtet zu haben.

Das centrale Verhalten des Olfactorius wurde im zweiten Theil ausführlich geschildert (S. 128; S. 99 u. 100; S. 109 u. ff.). Die Riechzellen sind die Ursprungszellen der Olfactoriusfasern; diese enden zum grössten Theil in der *Formatio bulbaris principalis* des *Lobus olfactorius* (zweiter Theil, S. 110 ff.), zum kleineren in dem *Bulbulus accessorius.* An beiden Stellen enden die marklosen Riechnervenfasern mit freien verzweigten Endigungen im *Stratum glomerulosum* in den *Glomerulis olfactoriis*, in denen sie mit den Dendriten der Mitralzellen in Berührung kommen. Der Axencylinder der Mitralzellen, die ein *Stratum magnocellulare* bilden, leitet dann den sensorischen Reiz weiter centralwärts. In jedem Glomerulus enden mehrere Riechnervenfasern, dagegen steht immer eine Anzahl von Glomerulis in Beziehung zu einer einzigen Mitralzelle (zweiter Theil, S. 112). Die muthmaasslichen centralen Riechbahnen wurden im zweiten Theil, S. 117 zusammengestellt (s. auch den Abschnitt über die Function der Nasenhöhle).

2. Was den *N. trigeminus* anlangt, so kommen in erster Linie der *R. medialis nasi* und *R. lateralis nasi* des ersten Astes in der Nasenschleimhaut in Betracht, deren Verlauf im zweiten Theil, S. 137 geschildert wurde. Sie liegen den Olfactoriusästen auf, indem sie dieselben kreuzen (Fig. 152). Ihre Aeste, die der Hauptsache nach aus markhaltigen Fasern bestehen, machen, wie Exner bemerkt, die Theilungen der Olfactoriusäste mit, bleiben aber noch im Bindegewebe,

wenn die Olfactoriusäste ins Epithel eintreten. Kurz nach der Trennung theilen sie sich häufig, verlieren ihr Mark und lösen sich in einen sehr weitmaschigen Plexus auf, in dessen Fasern manchmal streckenweise wieder Mark auftritt, und von dem Zweige an die Gefässe und Drüsen treten. Zu den Endästen des Trigeminus und speciell eines der beiden genannten Zweige gehören vermuthlich auch die Nervenfasern, die in das Epithel eindringen und hier, nach Retzius, intercellulär endigen.

Wie weit das Gebiet der beiden Ophthalmicusäste in der Nasenschleimhaut reicht, ist nicht bekannt; dass es sich mindestens über den medialen, dorsalen und lateralen Umfang des *Cavum principale* sowie auf den *Recessus medialis cav. inf.* ausdehnt, kann aus dem Verlauf der Aeste erschlossen werden. (Der *Ramus medialis nasi* zieht am medialen Umfang des *Recessus medialis* zur *Fenestra nasobasalis.*)

Dagegen ist noch nicht mit völliger Sicherheit zu sagen, welche Nerven am Boden des Nasensackes und im Gebiet der Nebennasenhöhle als Schleimhautnerven in Betracht kommen. Wie im zweiten Theil, S. 146 geschildert, glaube ich *Rr. nasales posteriores laterales* beobachtet zu haben, die vom *N. palatonasalis* (der der Hauptsache nach dem zweiten Trigeminusast angehört) stammen und sich an den Boden des *Sulcus maxillopalatinus* und des *Recessus lateralis* begeben. Welcher Nerv in der Gegend der *Eminentia olfactoria* in Betracht kommt, ist unbekannt (vielleicht *Rr. praechoanales* des *N. palatonasalis*?). Jedenfalls sind die Verbreitungsgebiete der Schleimhautnerven der Nasenhöhle noch genauer festzustellen. Auf die mehrfachen Anastomosen des ersten und zweiten Trigeminusastes mit Facialisästen sei nur noch aufmerksam gemacht.

E. Gefässe der Schleimhaut.

E. Gefässe der Schleimhaut.

Die Arterien der Nasenschleimhaut stammen aus der *A. medialis nasi* und der *A. lateralis nasi*, die beide aus der *A. orbitonasalis* (einem Aste der *A. occipito-vertebralis*) hervorgehen (zweiter Theil, S. 306). Ob auch Aeste aus der *A. palato-nasalis* (zweiter Theil, S. 296) zur Nasenschleimhaut gehen, vermag ich mit Bestimmtheit nicht zu sagen. Die *Vena orbito-nasalis*, deren Aeste die der gleichnamigen Arterie begleiten, mündet in die *V. jugularis interna* (zweiter Theil, S. 387, S. 392).

Die Schleimhaut der *Regio olfactoria* ist ausserordentlich reich an Blutgefässen. Die Capillaren liegen (Paschutin) oft sehr nahe an der epithelialen Schicht, dieselbe fast berührend, in der Umgebung der *Glandulae olfactoriae*, um die sie Maschen bilden, ragen sie sogar manchmal in das Epithel hinein. Die Menge des subepithelialen Gewebes, das eine solche Capillarschlinge umgiebt, ist sehr verschieden und kann sehr gering sein. Auch unter dem indifferenten

Epithel ist der Reichthum an Capillaren sehr gross, und auch hier liegen sie dem Epithel ganz nahe an.

Ueber Lymphgefässe der Nasenschleimhaut beim Frosch sind mir specielle Angaben nicht bekannt; bei Langer (1867) findet sich nur eine Abbildung, „die Blut- und Lymphcapillaren aus der lateralen Wand der Nasenhöhle" darstellend. Wahrscheinlich handelt es sich also um die Verhältnisse an der lateral-dorsalen Wand des *Recessus lateralis*. Die Abbildung zeigt ähnliche Verhältnisse, wie sie sich auch am Mundhöhlendache finden: zwei Flächennetze, ein oberflächliches, aus engen Röhrchen bestehendes Blutcapillarnetz und ein tieferes Lymphgefässnetz mit engeren Maschen, aber gröberen Gefässen.

Es wurde oben mehrfach bemerkt, dass auch im Gebiete der *Regio olfactoria* die leichte Loslösung der Schleimhaut von den Wänden der Nasenhöhle das Vorhandensein zahlreicher Lymphgefässe wahrscheinlich macht. Ueber ihren Abfluss ist nichts bekannt.

Ansammlungen von Lymphzellen werden im subepithelialen Bindegewebe des Isthmus und des *Recessus lateralis* (auch in der *Plica isthmi*) angetroffen und können auch in das Epithel vordringen. Wie weit sie typisch oder pathologisch sind, bleibe dahingestellt. Constant scheint die sehr starke und ausgedehnte Ansammlung von Leukocyten zu sein, die der lateralen Kante des *Recessus lateralis* anliegt.

5. Glatte Muskeln in der Umgebung der Nasenhöhle.

5. Glatte Muskeln in der Umgebung der Nasenhöhle.

Bruner hat in der Umgebung des vorderen Theiles der Nasenhöhle zwei Züge glatter Muskelfasern beschrieben und dieselben als *M. dilatator naris* und *M. constrictor naris* bezeichnet. Bruner führt jedoch des Weiteren aus, dass die beiden Muskeln die in den Namen ausgedrückte Funktion beim Frosch nicht mehr besitzen, sondern dass ihnen andere Aufgaben zukommen; die Namen drücken nur die Homologie mit gewissen Muskeln der Salamandriden aus. Ich möchte aus diesem Grunde doch indifferente Namen vorziehen, und so mögen die Muskeln bis auf Weiteres als *M. lateralis* und *M. medialis narium* bezeichnet werden.

Die beiden von Bruner entdeckten Muskeln haben nichts zu thun mit den angeblichen Muskeln, die von älteren Autoren (Zenker 1825) in der Umgebung der Nasenlöcher des Frosches beschrieben wurden und denen man die Oeffnungs- und Schliessbewegungen des Nasenloches beim Respirationsact zuschrieb. Dass diese Muskeln, an denen bis in die neueste Zeit festgehalten wurde, nicht existiren, habe ich selbst (1896) gezeigt, und Bruner bestätigt das durchaus. Im Anschluss daran setzte ich aus einander, in welcher Weise thatsächlich die Oeffnung und Schliessung der *Apertura nasalis externa* zu Stande kommen (1896; s. den dritten Theil dieses Werkes, S. 203); und auch diesen Ausführungen schliesst sich Bruner in allen wesentlichen Punkten an. Da die früher beschriebenen Muskeln also nicht existiren, so liegt wohl auch kein Bedenken gegen die Verwendung des Namens *M. lateralis narium*, der früher für einen von jenen in Gebrauch war, vor. Bruner's *M. constrictor naris*, den ich als *M. lateralis narium* bezeichne, hat mit jenem alten *M. lateralis narium* nichts zu thun.

a) *M. lateralis narium* (*M. constrictor naris*, Bruner).

a) M. lateralis narium.

Der laterale Nasenmuskel ist kräftiger als der mediale. Er liegt hinter der *Apertura nasalis externa*, dem Vestibulum und dem *Recessus sacciformis*. Die Fasern besitzen in der Hauptsache eine von hinten nach vorn gehende Verlaufsrichtung und liegen am dorsalen und lateralen Umfang der *Glandula nasalis lateralis*. Die kräftigsten und compactesten Bündel des Muskels sind die dorsal gelegenen; dieselben liegen dem lateral-ventralen Rande des vorderen Abschnittes der *Cartilago obliqua* an und nehmen auch hinten ihren Ursprung von dem Knorpel und dem bedeckenden Bindegewebe. Ihr vorderes Ende strahlt in das Bindegewebe ein, das der hinteren Hälfte des medialen Begrenzungsrandes der *Apertura nasalis externa* und der medialen Wand des Vestibulums zu Grunde liegt, sowie auch in den dorsalen Theil der *Plica obliqua*. Der ventrale Theil des Muskels besteht aus Bündelchen, die durch Bindegewebe mehr aus einander gesprengt werden. Sie entspringen von der Bindegewebshülle der *Glandula nasalis lateralis* am lateralen Umfang der Drüse sowie von dem Bindegewebe, das die Drüsenschläuche trennt, und ziehen nach vorn, um in das Bindegewebe am hinteren, medialen und ventralen Umfang des Vestibulums und an der Hinter- und Seitenwand des *Recessus sacciformis* auszustrahlen. Muskelbündel, die von der Drüse zur caudalen und zur lateralen Wand des *Recessus sacciformis* ziehen, lassen sich weit nach vorn hin nachweisen (Fig. 140, Fig. 141).

Die Aufgabe des Muskels dürfte vor Allem darin zu sehen sein, dass er den hinteren Theil der *Apertura nasalis externa* und des Vestibulums sowie den *Recessus sacciformis* offen hält. (Auch Bruner nimmt Oeffnung resp. Offenhalten des Vestibulums als Function des Muskels an, für den somit der Name „*Constrictor*“ *naris* doch nicht sehr geeignet ist.) Spannung des medialen Randes der Apertur und der *Plica obliqua*, die Bruner als eine weitere, bei den Bewegungen des Nasenflügelknorpels in Betracht kommende Aufgabe des Muskels ansieht, mag dabei auch mit in Betracht kommen, ebenso wie ein die Entleerung des Secretes begünstigender Einfluss auf die laterale Nasendrüse.

b) *M. medialis narium* (*M. dilatator naris*, Bruner).

b) M. medialis narium.

Der mediale Nasenmuskel des Frosches ist nicht sehr kräftig; er wird gebildet aus einer Anzahl Bündel, die am medialen Umfang der lateralen Nasendrüse vor dem *Planum terminale* in longitudinaler, aber zugleich nach vorn aufsteigender Richtung verlaufen. Ihre hintere Befestigung finden die Muskelfasern am Vorderrand des *Planum terminale*, ganz ventral, da wo das Planum in die *Lamina inferior* der *Crista intermedia* übergeht. Auch am lateralen Schenkel des Intra-

nasale entspringen einige Fasern. Der Muskelkörper ist nur sehr kurz, er liegt dem medialen Umfang der lateralen Nasendrüse ganz eng an und drängt sich sogar zwischen die Schläuche derselben hinein. Die Muskelfasern reichen nach vorn und oben nicht sehr weit; sie gehen in Bindegewebszüge über, die in der *Plica obliqua* weiter aufsteigen und sich am medialen Rande der *Apertura nasalis externa*, d. h. am lateralen Rande des *Tectum nasi* und des vordersten Endes der *Cartilago obliqua*, befestigen. Demnach ist die obere Befestigung des medialen Nasenmuskels ziemlich dieselbe wie die der dorsalen Portion des lateralen Muskels; nur ist der laterale Muskel auch am medialen Rande der *Apertura externa* noch muskulös, während der mediale bis hierher nur durch Bindegewebsfasern fortgesetzt wird.

Die Wirkung dieses Muskels sich vorzustellen, ist nicht ganz leicht; ausser einem Einfluss auf die laterale Nasendrüse, der ihm wohl auch zukommt, dürfte er, wie Bruner annimmt, die *Plica obliqua* spannen, und dies könnte in der That von Wichtigkeit sein, wenn bei Schluss des äusseren Nasenloches sich der laterale Wandwulst des Vestibulums gegen die Falte anpresst (s. S. 625).

6. Zur Function der Nasenhöhle.

6. Zur Function der Nasenhöhle.

In den einleitenden Bemerkungen dieses Abschnittes wurde darauf hingewiesen, dass die Nasenhöhle des Frosches zwei Functionen dient, der olfactorischen und der respiratorischen.

Die Riechfunction wird ausgeübt von der Riechschleimhaut des *Cavum principale* und des *Recessus medialis cavi inferioris*. Von den Riechzellen aufgenommen, wird der Reiz durch die Olfactoriusfasern zu den *Glomerulis olfactoriis* des *Lobus olfactorius* geleitet, dort den Mitralzellen übergeben und von diesen centralwärts weiter geleitet. Dadurch, dass in jedem *Glomerulus olfactorius* mehrere Olfactoriusfasern enden, andererseits aber jede Mitralzelle die Eindrücke aus mehreren Glomerulis sammelt, documentirt sich der Riechapparat des Frosches als functionell nicht sehr hoch entwickelt, als der eines mikrosmatischen Thieres (zweiter Theil, S. 112).

Durch die grosse Verletzlichkeit der Riechhärchen in Wasser hält M. Schultze den Beweis für geliefert, dass im normalen Zustande nie Wasser in die Nasenhöhle des Frosches eindringt. Bei Fröschen, denen Schultze unter Wasser die Nasenhöhle öffnete, fand sich in derselben stets eine Luftblase, welche, auch nachdem die Decke der Nasenhöhle weggebrochen wurde, mit einer gewissen Hartnäckigkeit auf der Schleimhaut des Riechhügels festhaftete. Beim Untertauchen des Thieres muss also durch den Klappenmechanismus am äusseren Nasenloch das Eindringen von Wasser verhindert werden. „Der Frosch riecht also, auch wenn er untergetaucht ist, nicht wie die Fische in Wasser, sondern wie der Seehund in Luft“ (M. Schultze).

Nach Exner (1877) tragen schon die Kaulquappen auf dem Riechepithel Härchen von derselben Art wie die ausgebildeten Frösche. Dies steht in Einklang mit der Thatsache, dass die Kaulquappen das Athemwasser nicht durch die Nasenhöhle, sondern durch die Mundöffnung aufnehmen. In der Nasenhöhle würde es die Riechhärchen schädigen. Man darf somit annehmen, dass auch die Nasen-

höhle der Kaulquappen nur zur Luftathmung sowie zum Riechen in Luft Verwendung findet.

Dagegen weist der Reichthum der Riechschleimhaut an Drüsen darauf hin, dass eine Befeuchtung der Riechzellen und ihrer Härchen mit dem specifischen Drüsensecret für die normale Function unerlässlich ist. Ranvier's Vorstellung, dass durch die wogenden Bewegungen der Härchen des Riechepithels das Secret hin und her gerührt und gleichmässiger vertheilt werde, wurde schon erwähnt. Mihalkovics macht darauf aufmerksam, dass der Riechschleimhaut des *Recessus medialis cavi inferioris*, die von dem Secret der medialen Nasendrüse befeuchtet wird, während *Glandulae olfactoriae* fehlen, möglicher Weise eine hierdurch bedingte, etwas besondere Function zukomme. Vielleicht wirkt das Secret der medialen Nasendrüse, durch dessen Vermittelung die Riechstoffe auf die Riechzellen wirken müssen, in irgend welcher besonderen Weise zersetzend auf die Stoffe ein. Auch eine schützende Rolle, z. B. gegenüber eingeathmeten corpusculären Partikelchen, vermögen die Drüsensecrete auszuüben.

Die besondere Lage des *Recessus medialis* legt die Frage nach einer specifischen Function dieses Abschnittes nahe. Mihalkovics führt ausser dem oben erwähnten Gesichtspunkt auch noch den an, dass der *Recessus medialis* wegen seiner geschützten Lage vielleicht zur Vermittelung von langsamer wirkenden Riechstoffen in Betracht komme, für die das *Cavum principale* wegen des rascheren Luftwechsels weniger geeignet sei. Den wichtigsten Gesichtspunkt betont aber wohl Seydel (1895), im Anschluss an eine von Cuvier (1811) für das Jacobsonsche Organ der Säuger und von Leydig (1872) für das gleiche Organ der Saurier geäusserte Vorstellung. Danach wird nicht die Inspirationsluft, sondern die Exspirationsluft zu dem *Recessus medialis* geleitet, dessen specifische Function somit eine Riechcontrole des Exspirationsstromes, also auch der aufgenommenen Nahrung sei.

In der That streicht der Inspirationsstrom, oder richtiger der Aspirationsstrom, mag er nun durch das *Cavum principale* oder durch das Infundibulum und den *Recessus lateralis* gehen, am Eingang zum *Recessus medialis* nicht direct vorbei, da der Luftstrom nach hinten geht, jener Eingang aber vor und medial von dem Infundibulum liegt; wohl aber wird der Exspirationsstrom vom *Recessus lateralis* aus nothwendiger Weise auch in den unteren Blindsack und den *Recessus medialis* gepresst werden müssen, so dass Seydel's These: der *Recessus medialis* dient der sensorischen Controle des Exspirationsstromes, geradezu als Schlussfolgerung aus der Topographie sich ergiebt. Da in Folge der im Dienste der Mundathmung stehenden oscillatorischen Kehlschwankungen permanent Luft von aussen durch die Nasen- in die Mundhöhle und wieder zurück streicht, so kann auch zwischen den eigentlichen Lungeninspirationsbewegungen eine sensorische Controle der Aussenluft wie der Mundhöhlenluft erfolgen. Dabei ist nicht ausgeschlossen, dass die Riechschleimhaut des *Recessus medialis* auch noch eine besondere Fähigkeit, im Sinne der Vorstellung von Mihalkovics, besitzt.

Was die respiratorische Bedeutung der Nasenhöhle anlangt, so mag zunächst noch einmal kurz auf die Wichtigkeit der *Cartilago alaris* hingewiesen sein, durch deren unter dem Einfluss des Prämaxillare stehende Bewegungen Oeffnung und Schluss der *Apertura nasalis externa* erfolgen (S. 203). — Die Aspiration der Luft in die Mundhöhle erfolgt offenbar sowohl durch das *Cavum principale*, wie durch den Isthmus und den *Recessus lateralis*, mag die Luft in die beiden letztgenannten Räume nun schon von der *Apertura nasalis externa* an

durch das Infundibulum, oder erst aus dem *Cavum principale* eintreten. In Folge der Form der Choane, die sich in den *Sulcus maxillopalatinus* fortsetzt, wird dabei die Luft nicht direct nach hinten, sondern auch lateralwärts, um die Zunge herum, geleitet werden. Der Gesichtspunkt, auf den Seydel Werth legt: dass nämlich die Luft in grössere Nähe des *Aditus laryngis* gebracht werde, kommt dabei allerdings wohl weniger in Betracht. Denn einerseits erfolgt ja die eigentliche Inspiration durch eine Schluckbewegung, wobei durch Verengerung der Mundhöhle, die natürlich auf den ganzen Inhalt wirken muss, die Luft in die Lungen gepresst wird, andererseits geht bekanntlich dem Herunterschlucken der Luft die Exspiration voran, d. h. das Entweichen der Luft aus den Lungen durch die Contraction der Bauchmuskeln. Würde also in diesem Augenblick die eben aspirirte Luft ihrer Hauptmasse nach sich bereits dicht am Kehlkopfeingang befinden, so würde sie nothwendiger Weise durch die Exspirationsluft verunreinigt werden.

Diese Erwägung führt sofort zu einer weiteren. Bedenkt man nämlich die sehr complicirten Einrichtungen, durch die im Froschherzen die Trennung der beiden Blutarten bewirkt wird, so ist die Frage naheliegend, wie weit und auf welche Weise bei dem eigenthümlichen Athemmechanismus des Frosches denn überhaupt die beiden Luftarten, die aspirirte Aussenluft und die exspirirte Lungenluft, in der Mundhöhle vor einer völligen Vermischung bewahrt bleiben. Man kann wohl annehmen, dass das wenigtens bis zu einem gewissen Grade erreicht wird; fragt man sich aber, wie das theoretisch denkbar wäre, so ergiebt sich als Antwort: es müsste die Luft aus dem *Aditus laryngis* direct zur Nasenhöhle geleitet werden, womöglich an der eben aspirirten, in der Mundhöhle befindlichen Luft vorbei. Offenbar sind Einrichtungen vorhanden, die das als praktisch durchführbar erscheinen lassen. Sie sind gegeben in der Stellung und Form der Choane sowie in der Zunge. Da die Ebene der Choane nicht horizontal liegt, sondern der vordere Rand tiefer ventral steht als der hintere, so ist die Oeffnung offenbar zum Auffangen eines von hinten kommenden Luftstromes sehr geeignet. Durch die *Plica palatina* und den *Sulcus maxillopalatinus* (der hier eine sehr feste Aussenwand besitzt) ist ferner eine Vorrichtung geschaffen, die geeignet sein wird, einen Luftstrom abzufangen, der nicht direct von hinten, sondern von hinten und medial kommt: und thatsächlich muss ja der Exspirationsstrom, der aus dem *Aditus laryngis* kommt, diese Richtung besitzen. Es ist dann also nur noch eine Einrichtung nöthig, die den Exspirationsstrom vom *Aditus laryngis* aus schräg nach vorn und beiden Seiten hin aus einander leitet. Dazu erscheint die Zunge durchaus geeignet. Die merkwürdig genaue Anpassung ihres hinteren Randes an den vorderen Umfang des *Aditus laryngis*, die beiden Hörner, die den Aditus umfassen, erscheinen dadurch in einem besonderen Lichte, und es lässt sich gut vorstellen, dass durch den vorderen festen Theil der Zunge dem Luftstrom der Weg direct nach vorn verwehrt wird, durch den hinteren weichen Theil der Zunge aber Rinnen gebildet werden, die jene Leitung des Luftstromes schräg nach vorn und aussen übernehmen. Dies um so mehr, als der angewachsene Theil der Zunge ja in nächster Nähe des Mundhöhlendaches bleiben muss (weil der Unterkiefer sich nicht senkt).

Diese Ueberlegung, die durch die anatomischen Verhältnisse durchaus gerechtfertigt wird, führt zu der Consequenz, dass jedenfalls der grösste Theil des Exspirationsstromes von dem lateralen Theil der Choane aufgefangen und somit durch die Nebennasenhöhle vorwärts geleitet wird. Vom Uebertritt in das *Cavum principale* wird er durch die *Plica isthmi* in der schon oben (S. 634 u. f.) besprochenen

Weise verhindert werden. Diese Consequenz spricht in überraschender Weise zu Gunsten der angenommenen Voraussetzung. Da nämlich die eigentliche Inspirationsbewegung (die Schluckbewegung) unmittelbar auf die Exspiration folgt, hierbei aber die *Apertura nasalis externa* geschlossen wird, so wird es nicht ausbleiben können, dass eine starke Drucksteigerung in der Nasenhöhle entsteht, speciell in dem Theil, in den eben die Exspirationsluft eingetreten ist. Offenbar wird aber die Nebennasenhöhle mit ihren ausgedehnten nachgiebigen Wandpartien, ihren Blindsäcken und ihrem indifferenten Epithel viel leichter im Stande sein, einen solchen Druck auszuhalten, als die mit dem zarten Riechepithel ausgekleidete und zum grössten Theil von Skeletstücken umwandete Haupthöhle. In dieser Beleuchtung verlieren manche Einrichtungen ihr Unverständliches; so der *Recessus sacciformis*, der recht wohl als eine Art Luftfänger dienen könnte. Wird dann die Apertur wieder geöffnet, so könnte die in der Nasenhöhle zurückgebliebene Exspirationsluft während der Respirationspause durch die Elasticität der Wandungen (vielleicht spielen hierbei auch die glatten Muskelfasern eine Rolle) und durch die oscillatorischen Kehlschwankungen noch entfernt werden.

Ein Theil des Exspirationsstromes kann natürlich auch zu dem *Recessus medialis* gelangen und hier einer sensoriellen Controle unterworfen werden. Als Schutz gegen eine zu starke Drucksteigerung in dem Recessus würden in Frage kommen: die Enge des Zuganges zu ihm, die Nachgiebigkeit der Wandung der lateralen Hälfte des *Cavum inferius* (besonders der lateralen Wand); vielleicht auch spielt das reichliche Secret der medialen Nasendrüse eine schützende Rolle für die Riechzellen.

Das complicirte Raumsystem der Nebennasenhöhle, die vorderen Blindsäcke, die offenbar nur für den Exspirations-, nicht aber für den Aspirationsstrom zugänglich sind, werden so verständlicher, ebenso aber auch die Ausbildung des *Recessus medialis*, d. h. eines Riechschleimhautbezirkes an ganz besonderer Stelle.

Die vorgetragene Anschauung geht weiter als die von Seydel vertretene. Während Seydel meint, dass nur ein Theil des Exspirationsstromes an der Choane abgefangen wird, mit der speciellen Bestimmung, zum *Recessus medialis* geführt zu werden, glaube ich, dass die Hauptmasse des Exspirationsstromes durch die Nebennasenhöhle streicht, weil letztere die bei der Inspiration nothwendiger Weise eintretende Drucksteigerung leichter ertragen kann, als das *Cavum principale.*

Ob daneben auch, wie Mihalkovics meint, der *Recessus lateralis* als ein Luftreservoir beim Untertauchen in Wasser benutzt wird, bleibe dahingestellt.

7. Zur Entwickelungsgeschichte und vergleichenden Morphologie der Nasenhöhle.

7. Zur Entwickelungsgeschichte und vergleichenden Morphologie der Nasenhöhle.

Ueber die Entwickelung des Geruchsorganes des Frosches liegen ausser den älteren Angaben von Götte und Born neuere Untersuchungen von Hinsberg (1901) vor, die an *Rana fusca* angestellt sind. Aus ihnen mögen die wichtigsten Daten hier folgen, wobei ich nur einige Bezeichnungen in Einklang mit den oben gebrauchten bringe.

Die Bildung des Geruchssackes beginnt mit der der Geruchsplatte, die bei 3 mm langen Larven deutlich abgegrenzt ist. Sie entsteht seitlich am Kopf, spitzenwärts und ventral vom Augenbläschen, und stellt eine kleine Verdickung des Sinnesblattes der Epidermis (S. 481) dar, über die die Deckschicht unverändert hinwegzieht. Indem die Deckschicht im Bereich der Geruchsplatte sogar ganz zu Grunde geht, und die letztere sich einsenkt, entsteht ein Grübchen, in

dessen Gebiet die Geruchsplatte frei zu Tage liegt. Ihre Zellen sind stark pigmentirt: wahrscheinlich wanderte das Pigment der Deckschicht, bevor diese zu Grunde ging, in sie ein. [In welcher Weise die Differenzirung der „Riechzellen“ und die Entstehung der Olfactoriusfasern erfolgt, ist für den Frosch bisher nicht ermittelt; beim Hühnchen hat Disse (1896, 1897, 1901) festgestellt, dass vom dritten Tage an im Gebiet der Riechgrube Stützzellen und Neuroblasten vorhanden sind, und dass von den letzteren die Nervenfasern cerebralwärts auswachsen. Einen kurzen peripheren Fortsatz senden die Zellen gegen das Lumen der Riechgrube hin. Die Riechzellen documentiren sich also auch dadurch als „Nervenzellen“. Von Interesse ist, dass beim Hühnchen einige Neuroblasten aus dem epithelialen Verband in die Tiefe wandern und dann einen Fortsatz cerebral-, einen anderen aber peripheriwärts aussenden, der frei im Riechepithel endet.]

Aus der ursprünglichen Geruchs-„Platte“ wird nun durch Wucherung der Zellen ein solides, pilz- oder knopfförmiges Gebilde: die oberflächlich gelegene Basis wächst also nicht in gleichem Grade, wie die tieferen Massen, sondern letztere breiten sich in der Tiefe nach allen Seiten über das Gebiet der Basis aus, hauptsächlich allerdings ventral- und caudalwärts als solider Zapfen gegen das Epithel der Mundhöhle. Hier tritt alsdann eine Verschmelzung beider Epithelien ein. In der soliden Zellmasse treten nun drei Lumina, ein dorsales, ein mittleres und ein ventrales auf. Das dorsale Lumen entsteht am dorsalen Pol der Geruchsplatte, es bleibt mit dem umgebenden Theil derselben später im Wachsthum zurück und wird zur „lateralen Appendix“, die während der Metamorphose ganz schwindet. Das mittlere Lumen entsteht unter Betheiligung der Oberhaut, die stärker wächst als die Geruchsplatte und einen zu dieser führenden Canal, den Einführungsgang, entstehen lässt; das ventrale endlich kommt durch Dehiscenz der Zellen des ventralen Zapfens zu Stande. Das ventrale Lumen bricht in die Mundhöhle durch (hinter der Rachenhaut) und verbindet sich ausserdem mit dem mittleren Lumen, und mittleres und ventrales Lumen zusammen bilden das definitive Lumen der Nasenhöhle.

Auf den früheren Stadien bildet der Nasensack einen ungefähr senkrecht zum Dach der Mundhöhle stehenden cylindrischen Sack mit einer ziemlich beträchtlichen Ausladung der oberen Hälfte nach medialwärts und einer weniger stark ausgeprägten der unteren Hälfte nach hinten und nach der Mittellinie zu. Der lange Einführungsgang, der von der *Apertura externa* in das eigentliche Nasenlumen führt, mündet vorn am oberen Pol des Nasensackes von lateral her ein. Von dem Nasensack selbst ist die mediale Hälfte der Vorderwand, die ganze mediale und die ganze hintere Wand mit Sinnesepithel bekleidet, die laterale Wand trägt ebenso, wie der Einführungsgang, indifferentes Epithel. Später knickt sich dann das ganze Rohr, so dass es einen vorderen, horizontal von vorn nach hinten verlaufenden Anfangstheil und einen caudalen, vertical absteigenden Schenkel unterscheiden lässt. Der vordere Theil wird durch eine starke Einbuchtung der lateralen Wand erheblich verschmälert. Damit nähert sich die Form der Nasenhöhle mehr dem erwachsenen Typus. Die einfache Form des Nasensackes wird durch Blindsackbildungen complicirt.

Durch eine zunächst solide, nach vorn gerichtete Wucherung des Sinnesepithels an der Vorderwand der oberen Partie des Geruchssackes entsteht der *Recessus medialis*, der sehr bald zu einem mit Sinnesepithel ausgekleideten Divertikel wird, und von dessen caudaler Wand sehr frühzeitig die *Glandula nasalis medialis* ihre Entstehung nimmt. Erst viel später tritt weiter caudal und ventral an der unteren Hälfte der lateralen Wand des Nasensackes eine aus

indifferentem Epithel bestehende Ausbuchtung auf: der *Recessus lateralis*, der somit zunächst mit dem *Recessus medialis* nichts zu thun hat. Erst im weiteren Verlaufe der Entwickelung vergrössert er sich so weit nach vorn hin, dass er mit dem *Recessus medialis* zusammenfliesst. Sein vorderer Abschnitt, zusammen mit dem *Recessus medialis*, bildet dann den unteren Blindsack, der somit aus zwei genetisch ganz verschiedenen Theilen besteht und diese Doppelnatur auch später noch an der Verschiedenheit der Epithelbekleidung erkennen lässt. Caudalwärts setzt sich der *Recessus lateralis* über das Choanengebiet hinaus als *Sulcus maxillopalatinus* fort. Als dritte Ausbuchtung endlich entsteht zu der Zeit, in der der Thränennasengang mit der Nasenhöhle in Verbindung tritt, der ganz aus indifferentem Epithel bestehende mittlere Blindsack (das *Cavum medium*). Derselbe entspringt dicht unterhalb des Einführungsganges, oberhalb des Niveaus des *Recessus medialis* und des *Recessus lateralis*, von dem lateralen Theil der Nasensackwandung, der mit indifferentem Epithel bekleidet ist. Er stellt, nach Born, zuerst eine einfache Epitheleinwachsung dar, die dann ein Lumen bekommt, sich bedeutend nach hinten verlängert und in Beziehung zu dem Thränennasengang tritt. Der letztere ist (s. Auge) als eine anfangs solide Epidermiswucherung entstanden, die von der *Apertura nasalis externa* an beginnt und sich nach dem Auge hin verlängert. Sie schnürt sich dann von der Epidermis ab und rückt in die Tiefe, wobei ihr vorderes Ende aber mit dem Epithel des Naseneinführungsganges in Verbindung bleibt. Auf diese Weise wandert ihr nasales Ende allmählich am Einführungsgang entlang, bis es an die Einmündungsstelle des mittleren Blindsackes gelangt, so dass es fortan von der äusseren Wand des *Cavum medium* abgeht. (Ueber die eigenthümliche solide Epithelknospe am medialen Umfang des mittleren Blindsackes siehe oben S. 658.) Der obere Blindsack entsteht erst mit Beginn der Metamorphose, vielleicht weil nach der Metamorphose mit der Ausbildung der definitiven Schädelform, der Nasenhöhle nur nach vorn hin die Möglichkeit zu ungehinderterer Entfaltung bleibt. Der Einführungsgang, der aus der eingesenkten Oberhaut entstand, erreicht in der Larvenperiode eine beträchtliche Länge, schwindet aber während der Metamorphose fast ganz wieder. Auf ihn ist wohl das Vestibulum der ausgebildeten Nasenhöhle zurückzuführen. Seine Rückbildung geht parallel mit der Entstehung des oberen Blindsackes. In der Larvenperiode bildet sich um die äussere Nasenöffnung ein Wulst, der aber mit Eintritt der Metamorphose wieder schwindet.

Zu Beginn der Metamorphose entstehen ferner noch zwei Drüsen: von der lateralen Nasenwand aus die laterale Nasendrüse und dicht an der hinteren Choanenumrandung die Rachendrüse; erst nach der Metamorphose entstehen die *Glandulae olfactoriae* (Peter).

Durch die Communication mit der Mundhöhle steht die Nasenhöhle der Amphibien auf einer höheren Stufe als die blinde Geruchsgrube der Fische, und durch die bedeutende Entfaltung und complicirte Ausgestaltung des Raumsystems der Nebennasenhöhle nimmt speciell die Nasenhöhle des Frosches innerhalb der Amphibienreihe eine hohe Entwickelungsstufe ein. Andererseits repräsentirt auch sie noch einen primitiven Zustand, theils durch das Fehlen von Muscheln, theils dadurch, dass ein secundärer Gaumen erst in einer kleinen Andeutung besteht, und somit der Zuschlag, den die Nasenhöhle bei höheren Formen durch die Ausbildung eines solchen erlangt, noch fast ganz fehlt. Was die Muschelfrage anlangt, so ist, wie Born zuerst ganz richtig ausgesprochen hat und Seydel bestätigt, die erste Andeutung einer Bildung, die der Sauriermuschel (und damit der unteren Säugermuschel) entspricht, bei manchen Urodelen in einer

Einbiegung der lateralen Nasenkapselwand zu sehen, die hinter der *Apertura nasalis externa* liegt und durch die aussen aufgelagerte *Glandula nasalis externa* sowie den Thränennasengang bedingt erscheint. Der Einbiegung der Kapselwand entspricht im Innern eine Vorwölbung des Riechepithels. Eine solche Einbuchtung resp. Vorwölbung ist bei Rana kaum angedeutet, doch lässt sich der Ort bestimmen, wo sie liegen müsste. Es würde das die Gegend des *Planum terminale* der *Cartilago obliqua* sein. Der Grund, warum dies Planum bei den Amphibien eben oder nur leicht eingebogen ist, während es sich bei den Sauriern zu einer Muschel tief einfaltet, liegt vielleicht in erster Linie in der Form des Kopfes, der bei den Amphibien, speciell den Anuren, sehr breit und flach, bei den Sauriern sehr schmal und hoch ist. Als functioneller Ersatz der fehlenden Muschel erscheint beim Frosch der mit Riechepithel bedeckte Riechhügel am Boden des hinteren Nasenhöhlenabschnittes. Auf Grund der eben gegebenen Localisirung der Muschel erweist es sich auch, wie Seydel ausführt, als unmöglich, den *Recessus lateralis* der Froschnasenhöhle wegen seiner Lage im Maxillare mit der Kieferhöhle der Säuger zu homologisiren, wie Born wollte, und neuerdings auch Mihalkovics wieder annahm. Denn der Eingang zur Kieferhöhle der Säuger liegt oberhalb der unteren Muschel, der Eingang zum *Recessus lateralis* beim Frosch aber unter dem *Planum terminale*. Demnach entspricht der *Recessus lateralis* des Frosches topographisch viel mehr dem unteren Nasengang der Säuger, allerdings höchstens dem lateralsten Theil desselben; die Breite des Froschkopfes bedingt dabei auch die starke Breitenausdehnung der Nasenhöhle und die laterale Lage des *Recessus lateralis*.

Was das zweite oben erwähnte Moment, die erste Andeutung eines secundären Gaumens, anlangt, so wurde schon anderwärts bemerkt, dass eine solche in der *Plica palatina* zu sehen ist. Der *Sulcus maxillopalatinus* ist der allerdings sehr bescheidene Zuschlag, den die Nasenhöhle von der Mundhöhle empfängt. Dadurch erhält die *Apertura nasalis interna* bereits den Charakter einer secundären Choane (Seydel).

Schliesslich ist noch ein Punkt von allgemeinerem Interesse: die morphologische Bedeutung des unteren Blindsackes, speciell seines *Recessus medialis*. Götte hat wohl zuerst (1875) den unteren Blindsack von Bombinator mit dem Jacobson'schen Organ der Amnioten homologisirt, eine Vorstellung, die durch Born (1876) als unrichtig erklärt, durch Fleischer, Bawden und neuerdings besonders ausführlich durch Seydel vertreten worden ist (1895). Durch Hinsberg's Feststellung, dass die beiden Abschnitte des unteren Blindsackes von Rana, die durch ihren Epithelcharakter sich so scharf von einander unterscheiden, auch genetisch aus einander zu halten sind, ergiebt sich wohl die Nothwendigkeit oder wenigstens die Berechtigung, nur den *Recessus medialis*, der als selbständige Ausstülpung des Riechepithels auftritt, mit dem Jacobson'schen Organ der Amnioten zu homologisiren, wie das auch Mihalkovics thut. Hinsberg und Peter erkennen die weitgehenden Uebereinstimmungen des *Recessus medialis* der Anuren mit dem Jacobson'schen Organ der Amnioten an, glauben aber trotzdem beide nicht als homolog bezeichnen zu dürfen, da die Entwickelung der Nasenhöhle der Amphibien in manchen Punkten von der bei den Amnioten abweicht. Ich vermag mich diesen Bedenken nicht anzuschliessen, sondern halte im Anschluss an Seydel den *Recessus medialis cavi inferioris* der Anuren für das Homologon des Jacobson'schen Organes der Amnioten, nur dass es bei den Amphibien noch in Zusammenhang mit der übrigen Nasenhöhle steht und nicht selbständig in die Mundhöhle ausmündet. (Es mag schliesslich noch

bemerkt sein, dass die Bezeichnung „unterer Blindsack“ von Born stammt, der damit den ganzen unteren Blindsack bezeichnet. Seydel bleibt dieser Nomenclatur treu, während Hinsberg die gleiche Bezeichnung als Nomen appellativum für den Sinnesepithelantheil braucht, der bei Rana später nur den *Recessus medialis* des unteren Blindsackes darstellt. Zur Vermeidung von Missverständnissen wäre es wohl gerathen, für den Sinnesepithelantheil eine eigene Bezeichnung zu gebrauchen.)

F. Das Labyrinthorgan (Gehörorgan und Organ des Gleichgewichts oder der statischen Function.)

F. Das Labyrinthorgan (Gehörorgan und Organ des Gleichgewichts oder der statischen Function).

1. Aufbau des Labyrinthorganes.

1. Aufbau des Labyrinthorganes.

An dem Labyrinthorgan, das functionell als Organ des Gehörs und der statischen Function aufzufassen ist, sind anatomisch zwei grosse Abschnitte zu unterscheiden: das eigentliche Labyrinth und das Mittelohr. Das Labyrinth, das die Endstellen des *N. acusticus* (*N. octavus*) enthält, dient den beiden genannten Functionen; als Theil des Gehörorganes bildet es das innere Ohr (die innere Ohrsphäre). Es wird repräsentirt durch das häutige oder membranöse Labyrinth, ein vom Ectoderm abgeschnürtes, dünnwandiges und complicirt gestaltetes Bläschen, das jederseits lateral vom hinteren Theil des Gehirnes in die vom *Occipitale laterale* und Prooticum gebildete Ohrkapsel oder das knöcherne Labyrinth eingeschlossen ist. Durch eine Oeffnung am caudal-lateralen Umfang der Ohrkapsel, die *Fenestra vestibuli*, ist eine Beeinflussung des Labyrinths durch die Theile des Mittelohres möglich. Diese, die Theile des Mittelohres oder der mittleren Ohrsphäre, gruppiren sich um die Paukenhöhle (*Cavum tympani*) herum, einen von der ersten Schlundfalte abstammenden und demzufolge mit der Rachenhöhle communicirenden Raum, der sich lateral von der Ohrkapsel ausdehnt. Nach aussen reicht sie bis zum Trommelfell (*Membrana ympani*), einer dünnen Membran, die in dem knorpligen *Annulus tympanicus* ausgespannt und an ihrer Aussenfläche von einer verdünnten Partie der äusseren Haut überzogen ist. Die *Fenestra vestibuli* der Ohrkapsel wird durch zwei Skeletstücke verschlossen, die zusammen meist als *Columella auris* bezeichnet werden. Das eine derselben, das Operculum, ist nur eine kleine Knorpelplatte, während das andere, das Plectrum, ein dünnes Stäbchen darstellt, dessen mediales verbreitertes Ende mit dem Operculum verbunden, und dessen laterales verdicktes Ende in das Trommelfell eingeschlossen

ist. Beide Enden sind knorplig; das knöcherne Mittelstück des Stäbchens liegt an der Wand der Paukenhöhle.

Streng genommen verschliesst keines der beiden Stücke die *Fenestra vestibuli* direct, sondern beide sind ihr nur aussen vorgelagert, das Operculum in grösserer Nähe, das Plectrum in etwas grösserer Entfernung (s. Paukenhöhle).

Zur statischen Function des Labyrinthorganes stehen die Theile des Mittelohres wohl in keiner Beziehung; dagegen vermögen Schallwellen die *Membrana tympani* in Schwingungen zu versetzen, die durch Plectrum und Operculum dem Labyrinth mitgetheilt werden. Somit fungiren die Theile des Mittelohres als Hülfsorgan für die acustische Function des Labyrinthes.

Die Bezeichnungen „innere“ und „mittlere“ Ohrsphäre sind von den Verhältnissen bei den Säugern hergenommen, bei denen sich aussen an das Trommelfell noch ein äusserer Gehörgang und eine Ohrmuschel anschliessen, die als Aufnahme- und Zuleiteapparate für die Schallwellen dienen und die äussere Ohrsphäre repräsentiren. Die Bezeichnung Mittelohr passt somit für die Anuren nicht ganz, da hier ein äusseres Ohr nicht ausgebildet ist.

Zur Literatur.

Abgesehen von älteren Angaben, unter denen nur die von Windischmann (1831) hervorzuheben sind, findet sich die erste eingehende Darstellung des inneren Ohres der Amphibien, speciell des Frosches, bei Deiters (1862). An ihn schliessen sich die das ganze Gehörorgan behandelnden Arbeiten von C. Hasse (1868, 1871, 1873) an, in denen die meisten Bau- und Structurverhältnisse des complicirten Organs klar erkannt sind und die Lehre von demselben nahezu abgeschlossen ist. Der nächste Untersucher, Kuhn (1880), bestätigte die Hasse'sche Darstellung in den meisten Punkten und fand nur wenig hinzuzusetzen. Endlich hat Retzius in seinem grossen Werke über das Gehörorgan aller Wirbelthiere auch dem des Frosches eine eingehende Schilderung gewidmet und speciell die morphologische Bedeutung einzelner Theile sowie manche Structurverhältnisse genauer behandelt und aufgeklärt. Dank den genannten vortrefflichen Untersuchungen ist das Labyrinthorgan des Frosches nach der anatomischen Seite hin ein in allen wesentlichen Punkten ausgezeichnet bekanntes Gebiet, und neuere Untersuchungen fanden höchstens bezüglich gewisser histologischer Verhältnisse (Nervenendigungen) und einiger specieller Punkte (perilymphatisches Raumsystem, *Columella auris*) einige Berichtigungen und Ergänzungen nöthig. Hierüber ist an passendem Orte das Wichtigste gesagt; die hauptsächlichsten Arbeiten aus der ausgedehnten Literatur über die Function des Labyrinthorganes sind ebenfalls erst später zu erwähnen.

In der nachfolgenden Darstellung ist, soweit es sich um das häutige Labyrinth und seinen Bau handelt, überall die classische Schilderung von Retzius zu Grunde gelegt und vielfach wörtlich wiedergegeben; das perilymphatische Raumsystem, die Ohrkapsel und das Mittelohr sind dagegen selbstständiger bearbeitet.

2. Das Labyrinth.

A. Das häutige Labyrinth (*Labyrinthus membranaceus*).

a) Allgemeines.

2. Das Labyrinth. A. Das häutige Labyrinth (Labyrinthus membranaceus). a) Allgemeines.

Das häutige Labyrinth bildet den wichtigsten Bestandtheil des ganzen Labyrinthorganes; es stellt das Endorgan des *Nervus octavus* (Ewald) dar, das zufolge seiner Abschnürung vom Ectoderm als ein früher der Haut angehörendes Sinnesorgan aufgefasst werden darf. Aus dem Zustand des einfachen Säckchens geht es frühzeitig in ein complicirt gestaltetes, mit zahlreichen Unterabtheilungen versehenes Bläschen über (s. später: Entwickelung des Labyrinthes), das aussen sich mit einer bindegewebigen *Lamina propria* umgiebt, und an dessen Innenwand sich acht einzelne Nervenendstellen ausbilden. Im Gebiet derselben differenziren sich aus dem Epithel haartragende Sinneszellen, an denen die Fasern des *N. octavus* endigen. In der Contactverbindung zwischen den Sinneszellen und den Nervenendigungen liegt ein wichtiger Unterschied des Labyrinthorganes gegenüber dem Geruchsorgan, dessen Riechzellen in continuirlichem Zusammenhang mit den Olfactoriusfasern stehen: beide Sinnesorgane können morphologisch nicht auf die gleiche Stufe gestellt werden. — Der übrige Epithelbelag des Labyrinthbläschens behält seinen indifferenten Charakter bei.

Der ganze Innenraum des in sich geschlossenen Labyrinthbläschens ist erfüllt von einer Flüssigkeit, der Endolymphe.

Um das Labyrinthbläschen herum bildet sich die erst knorplige, später zum grössten Theil verknöchernde Ohrkapsel. Das häutige Labyrinth füllt aber im erwachsenen Zustande den Raum derselben nicht vollständig aus, da es diesem gegenüber im Wachsthum zurückbleibt; es bleiben somit zwischen ihm und den Wandungen der Ohrkapsel grosse Zwischenräume, die theils durch ein lockeres Gewebe (perilymphatisches Gewebe), theils durch ein ausgedehntes perilymphatisches Raumsystem eingenommen werden. Diese perilymphatischen Räume gehören nicht nur als Lymphräume zum Circulationssystem, sondern stehen auch noch in einer besonderen functionellen Verknüpfung mit dem Labyrinth selbst: vor Allem können Schallwellen, die der in ihnen enthaltenen Flüssigkeit, der Perilymphe (unter Vermittelung der Theile des Mittelohres) mitgetheilt werden, von ihnen aus durch die Wände des Labyrinthbläschens sich auf die Endolymphe übertragen und so von den Sinneszellen percipirt werden.

Dies scheint jedoch nicht überall stattzufinden, sondern nur da, wo die Wände des Labyrinthbläschens, denen sich perilymphatische Räume anlegen, besonders verdünnt sind: H. Sp. Harrison nennt diese Stellen *tympanal areas.*

b) Configuration des häutigen Labyrinthes.

b) Configuration des häutigen Labyrinthes.

Wie an dem häutigen Labyrinth aller Wirbelthiere, so werden auch an dem des Frosches zwei Hauptabtheilungen, eine *Pars superior* und eine *Pars inferior* (C. Hasse) unterschieden. Die *Pars superior* wird repräsentirt durch den Utriculus, dem die drei Bogengänge oder halbzirkelförmigen Canäle, *Canales semicirculares*, angefügt sind; jeder der letzteren besitzt noch eine besondere Erweiterung: Ampulla. Die *Pars inferior* zeigt als Hauptabschnitt den Sacculus, dem als nischenförmige Nebenräume die Lagena, die *Pars basilaris*, die *Pars neglecta* und das *Tegmentum vasculosum* ansitzen. Ausserdem geht von dem Sacculus eine röhrenförmige Verlängerung, der *Ductus endolymphaticus*, in die Schädelhöhle und erweitert sich dort zu dem mit vielen Unterabtheilungen versehenen *Saccus endolymphaticus*, der sich aus der Schädelhöhle auch in den Wirbelcanal fortsetzt, und von dem die an den Spinalganglien gelegenen Kalksäckchen ausgehen. Utriculus und Sacculus communiciren unter einander durch den *Canalis utriculo-saccularis*, der aber, streng genommen, nur ein *Foramen utriculo-sacculare* ist, in dessen Umgebung die Wände der *Pars superior* und der *Pars inferior* streckenweise mit einander verwachsen sind. Der *N. octavus s. acusticus* tritt mit seinen beiden Aesten, dem *R. anterior* und dem *R. posterior*, an den medialen Umfang des Labyrinthbläschens heran und vertheilt sich zu den acht Nervenendstellen, die an der Innenwand desselben angebracht sind. Es sind dies: die drei *Cristae acusticae* in den Ampullen der drei Bogengänge, je eine *Macula recessus utriculi*, *Macula sacculi*, *Macula lagenae*, *Macula neglecta* und *Papilla basilaris.* Diese acht Nervenendstellen lassen sich in drei Gruppen ordnen, die ihrem Bau und mit aller Wahrscheinlichkeit auch ihrer Function nach verschieden sind.

Die drei *Cristae acusticae* bilden die eine Gruppe; charakterisirt sind sie dadurch, dass hier die Sinneszellen einer Erhabenheit der bindegewebigen Wand (*Septum transversum*) aufsitzen, und dass sich auf der Crista selber eine *Cupula terminalis*, d. h. eine

kuppelförmige Auflagerung einer weichen Substanz findet, die allerdings vielleicht Kunstproduct ist.

Eine zweite Gruppe der Nervenendstellen wird repräsentirt durch die *Macula recessus utriculi*, *Macula sacculi* und *Macula lagenae.* Gemeinsam ist diesen drei die Auflagerung einer Otolithenmembran oder Otolithenscheibe, d. h. einer Membran (Deckmembran), der eine grosse Menge von Kalkkrystallen (Otokonien, Otolithen) ein- und aufgelagert sind. Die Otolithenmembran ruht den Haaren der Sinneszellen auf. Die drei Nervenendstellen, an denen sich diese Otolithenansammlungen finden, werden in Folge dessen auch kurz als Otolithenapparate bezeichnet.

Endlich bilden die *Macula neglecta* und die *Papilla basilaris* eine dritte Gruppe der Nervenendstellen, ausgezeichnet dadurch, dass hier den Sinneszellen eine einfache Deckmembran (*Membrana tectoria*), die eine cuticulare Bildung darstellt, aufliegt.

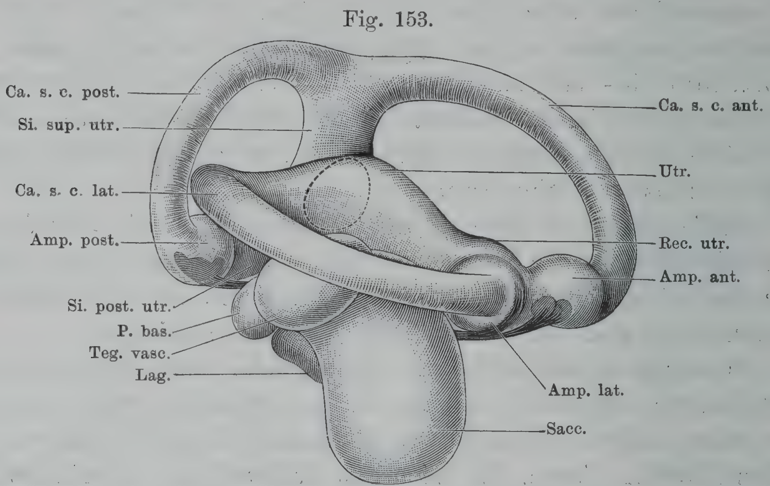
Es besteht guter Grund zu der Annahme, dass nur die beiden letztgenannten Maculae im Dienste der acustischen Function stehen, die beiden anderen Gruppen von Nervenendstellen aber der statischen Function dienen. Ein wichtiges Merkmal, das darauf hinweist, ist, dass sowohl die drei *Cristae acusticae*, wie die drei Otolithenapparate eine ganz bestimmte Orientirung im Raume darbieten. Die drei halbzirkelförmigen Canäle stehen in drei auf einander senkrechten Ebenen, und auch die drei *Cristae acusticae* stehen senkrecht zu einander. Dieselbe Stellung, wie die drei Canäle, besitzen aber auch die drei Otolithenapparate: zwei von ihnen liegen in verticaler, einer in horizontaler Ebene; alle drei senkrecht zu einander. Damit werden diese Nervenendstellen befähigt, als Sinnesorgane für die Orientirung im Raume zu fungiren; — in welcher speciellen Weise, ist später zu berühren (s. den Abschnitt von der Function des Labyrinthorganes).

Die Wände des Labyrinthbläschens sind nicht überall von gleicher Dicke und gleicher Structur. Im Allgemeinen ist die Substanz der Wandung hell, ziemlich stark lichtbrechend und homogen. Eine mittlere Dicke besitzt sie an den Bogengängen und Ampullen, nur wenig dünner ist sie am vorderen und hinteren Theil des Utriculus, an der Lagena und an der medialen Seite des Sacculus. Dagegen ist sie am mittleren Theil des Utriculus nebst dem *Sinus superior*, sowie an der lateralen Seite des Sacculus und am *Tegmentum vasculosum* sehr erheblich dünner, und ganz besonders dünn wird sie am hinteren Theil der *Pars neglecta* und an der sogen. *Membrana basilaris* der

Pars basilaris. Andererseits bieten die *Pars neglecta* und vor allem die *Pars basilaris* (ausser der genannten Stellen) Beispiele ganz besonders dicker Wandung.

Der Utriculus ist ein annähernd cylindrischer Sack, dessen Längsaxe in der Hauptsache horizontal von hinten nach vorn verläuft.

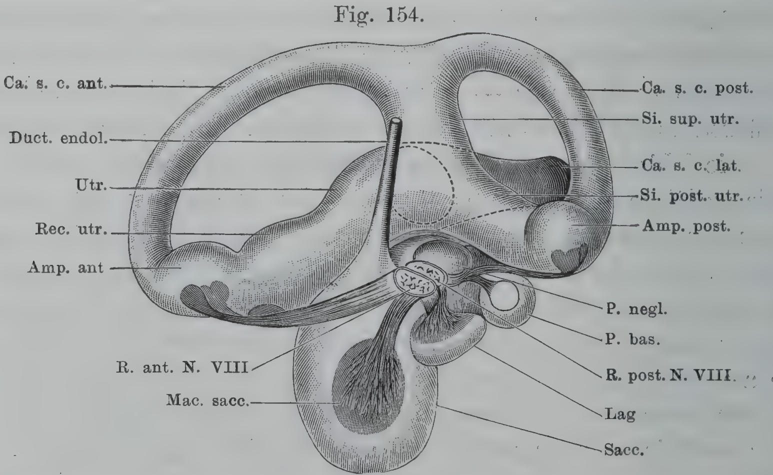
Fig. 153.



Häutiges Labyrinth von Rana esculenta, von aussen. Nach G. Retzius, doch in der Weise modificirt, dass die Wände als undurchsichtig dargestellt sind.

Er liegt der medialen Wand des knöchernen Labyrinthes ziemlich nahe an. Genauer betrachtet, ist die Richtung seiner vorderen Hälfte eine schräg nach vorn und abwärts, die seiner hinteren Hälfte eine entgegengesetzt gerichtete, nach hinten und abwärts gehende. Etwas

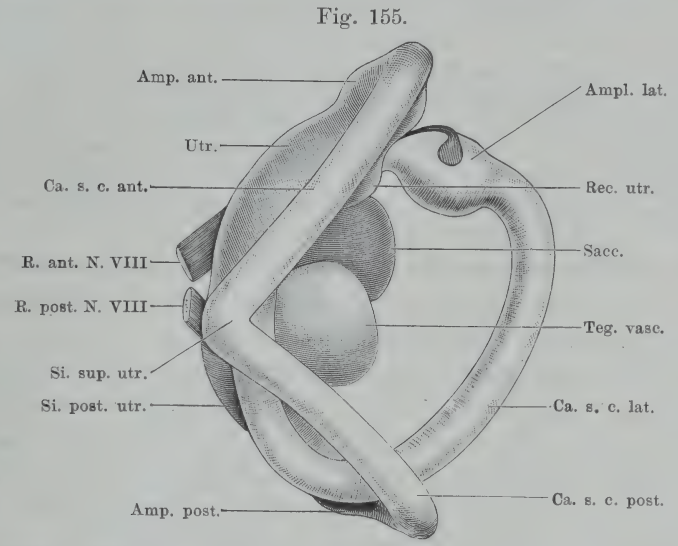
Fig. 154.



Häutiges Labyrinth von Rana esculenta, von innen. Nach G. Retzius; wie Fig. 153.

caudal von der Mitte der Gesammtlänge kommen die beiden Abschnitte in dem weitesten Theil des Utriculus zusammen. Von diesem, zugleich höchstgelegenen Theil des Utriculus erhebt sich eine weite nach oben aufsteigende röhrenförmige Fortsetzung, der *Sinus superior utriculi*, von dessen Gipfel nach vorn hin der *Canalis semicircularis anterior*, nach hinten hin der *Canalis semicircularis posterior* ausgehen. Die hintere, nach hinten hin absteigende Abtheilung des Utriculus führt den Namen *Sinus posterior*; sie nimmt an ihrem hinteren Ende die

Fig. 155.



Häutiges Labyrinth von Rana esculenta, von oben. Nach G. Retzius; wie Fig. 153.

Ampulle des hinteren Bogenganges auf. Im Bereich des weiten Utriculusabschnittes mündet ferner in die laterale Wand desselben das erweiterte hintere Ende (*Crus simplex*) des *Canalis semicircularis lateralis* ein. Dasselbe kommt in schräger Richtung von hinten und lateral nach vorn und medial und durchbohrt so schräg die laterale Utriculuswand. Die hintere Begrenzung dieser Einmündungsstelle springt in den Utriculusraum als sichelförmige Falte etwas nach vorn und innen (d. h. gegen das Lumen hin) vor und diese setzt sich auch ein wenig auf den ventralen und dorsalen Utriculusumfang (vor der Oeffnung des *Sinus superior*) fort; eine scharfe vordere Begrenzung der Einmündungsstelle ist aber nicht vorhanden, sondern die laterale Wand des lateralen Bogenganges geht unmerklich in die laterale Wand der vorderen Utriculusabtheilung über.

Diese vordere Utriculusabtheilung biegt vorn ein wenig nach

aussen um und erweitert sich dabei: so bildet sie den als *Recessus utriculi* bezeichneten Abschnitt, an dessen Boden die breit nierenförmige, von einer dünnen Otolithenscheibe bedeckte *Macula recessus utriculi* liegt, und der von vorn her die vordere, von lateral her die laterale Ampulle aufnimmt.

Durch die erwähnte sichelförmige Falte an der Einmündung des lateralen Bogenganges wird der Raum des Utriculus gewissermaassen in eine vordere und eine hintere Hälfte zerlegt. In die vordere mündet der laterale Bogengang, und ausserdem setzt sie sich nach vorn hin fort; in die hintere mündet der *Sinus superior*, und ihre Fortsetzung bildet der *Sinus posterior*. Beide Abtheilungen gehen weit in einander über; durch die erwähnte Falte findet nur eine geringe Einengung des Lumens statt. Diese eingeengte Stelle ist als *Apertura utriculi* beschrieben worden; die sichelförmige Falte als ein durch eben diese Apertur unterbrochenes Septum zwischen beiden Utriculusabtheilungen. Die mediale Begrenzung der Apertur wird aber nur von der medialen Utriculuswand gebildet, ohne dass hier eine besondere Falte als Andeutung eines „Septums“ bestände. (In den Figg. 153 und 154 a. S. 684 ist die Lage der *Apertura utriculi* im Innern auf der Aussenwand des Utriculus angedeutet.)

Der Utriculus communicirt endlich mit dem Sacculus durch das *Foramen utriculo-sacculare* und hängt im Umkreise desselben mit dem Sacculus und der *Pars neglecta* zusammen (Fig. 160 u. 161). Das *Foramen utriculo-sacculare* ist eine länglich-schlitzförmige Oeffnung in der ventralen Wand des Utriculus. Die Längsaxe der Oeffnung entspricht der Längsaxe des Utriculus. Die Oeffnung liegt vor der *Apertura utriculi* in dem Mündungsgebiet des lateralen Bogenganges, also ziemlich weit lateral. Durch sie hindurch ventralwärts gelangt man direct in den Raum der *Pars inferior labyrinthi*, deren Wände sich also unmittelbar an die Ränder des *Foramen utriculo-sacculare* anschliessen. (Ein eigentlicher *Canalis utriculo-saccularis* besteht somit nicht.) Medial von dem Foramen ist die ventrale Wand des Utriculus mit der dorsalen Wand der *Pars neglecta* eine grössere Strecke weit innig verwachsen, lateral von dem Foramen besteht eine ähnliche Verwachsung der lateralen Wand des Utriculus (vordere Hälfte) mit dem medialen Umfang der obersten Sacculuspartie. Vorn und hinten von dem Foramen bleiben die Wände beider Labyrinthabtheilungen weiter von einander getrennt.

Die Wand des Utriculus besitzt nicht an allen Stellen die gleiche Dicke. Im mittleren Gebiet und am *Sinus superior* ist sie am dünnsten; im *Sinus posterior* ist sie dicker und erreicht etwa die Stärke, die im Allgemeinen die Bogengänge besitzen. Auch nach vorn hin nimmt sie an Dicke bis zum *Recessus utriculi* zu, bleibt aber etwas hinter der Stärke des *Sinus posterior* zurück. Am medial-ventralen Umfang der vorderen Utriculusabtheilung setzt sich die dünne Wandung weiter nach vorn fort. Die Wände des Utriculus sind ferner nicht überall

frei. Die dorsale Wand des *Sinus posterior* ist mit der ventralen Wand des Endstückes des *Canalis lateralis* eine Strecke weit verwachsen; die Verwachsung betrifft gegen die Mündungsstelle des *Canalis lateralis* hin mehr den lateralen Umfang des *Sinus posterior* und den medialen des *Canalis lateralis* (weil das *Crus simplex* des *Canalis lateralis* weiter hinten dorsal und weiter vorn lateral vom *Sinus posterior* liegt). Ferner besteht, wie schon bemerkt, medial vom *Foramen utriculo-sacculare* eine Verwachsung der ventralen Utriculuswand mit der dorsalen Wand der *Pars neglecta* und lateral von dem genannten Foramen eine solche des lateralen Utriculusumfanges mit der medialen Sacculuswand. Schliesslich schiebt sich ein vorderster Zipfel des Sacculus am lateralen Utriculusumfang nach vorn hin selbst bis auf den *Recessus utriculi* vor, mit der Dorsalwand desselben verwachsen (in der Retzius'schen Figur nicht dargestellt; in Querschnitten aber zu constatiren [Fig. 159]).

Auch zu dem perilymphatischen Raumsystem tritt der Utriculus in nähere Berührung: dem Dorsalumfang des *Recessus utriculi* legt sich der vorderste Theil des grössen *Spatium perilymphaticum* auf, während am Ventralumfang des *Sinus posterior* der *Ductus perilymphaticus* vorbeizieht. An beiden Stellen legt sich die dünne Wand des perilymphatischen Raumes der Utriculuswand eng an (am *Recessus utriculi* streckenweise durch den vordersten Sacculuszipfel getrennt); eine besondere Verdünnung der Utriculuswände besteht aber nicht, so dass auch eine Beeinflussung der Utriculus-Endolymphe durch das perilymphatische Raumsystem nicht anzunehmen ist.

Mit dem Utriculus hängen die drei Bogengänge oder halbzirkelförmigen Canäle, *Canales semicirculares*, zusammen, enge cylindrische Röhren mit ziemlich fester Wandung, die mit je zwei Enden in den Utriculus einmünden. Die beiden Enden werden als *Crus simplex* und *Crus ampullare* unterschieden. Das *Crus simplex* besitzt dasselbe Caliber wie der Hauptheil des Canales selbst, oder erweitert sich etwas, aber gleichmässig; das *Crus ampullare* eines jeden Bogenganges dagegen dehnt sich zu einer besonders abgesetzten Ampulla aus, d. i. eine ovale Blase, in der sich eine Nervenendstelle, eine *Crista acustica*, findet. Grundlage der Crista ist ein *Septum transversum*, d. h. eine vertical zur Längsaxe der Ampulle gestellte, von der Wand derselben vorspringende Erhabenheit. In ihrem Bereich finden sich besonders differenzirte Sinneszellen. Auf der Crista ruht die *Cupula terminalis*, d. h. ein im Allgemeinen kuppelförmiges Gebilde von weicher, heller und durchsichtiger Substanz, die von oben nach unten verlaufende dichte parallele Streifen erkennen lässt. Die Unterfläche der Cupula entspricht der Form der Crista, liegt derselben nahe an und ist nur durch einen schmalen Spaltraum von ihr getrennt. Dieser Spaltraum wird von den Haaren der Sinneszellen durchsetzt, die in die Cupula eindringen. Die Cupula fällt leicht ab; sie ist vielleicht ein Kunstproduct. (Genaueres siehe später bei der Schilderung des feineren Labyrinthbaues.)

Die drei Bogengänge werden als vorderer, hinterer und lateraler (äusserer) unterschieden und liegen in drei auf einander senkrecht stehenden Ebenen. Der vordere und der hintere sind vertical, der laterale ist horizontal gelagert. Die Ebenen des vorderen und des hinteren Bogenganges bilden mit der Medianebene je einen Winkel von etwa 45°, der für den vorderen Bogengang nach vorn, für den hinteren nach hinten offen ist (Fig. 155). Um die gebräuchlichen Bezeichnungen: sagittaler Bogengang für den vorderen und frontaler Bogengang für den hinteren richtig erscheinen zu lassen, müsste also das ganze Labyrinth um die Verticale um 45° nach innen gedreht werden. Die Bezeichnung horizontaler Bogengang für den äusseren entspricht im Allgemeinen den thatsächlichen Verhältnissen.

Die *Cristae acusticae* sind in den Ampullen so angeordnet, dass sie senkrecht zur Längsaxe derselben und zur Ebene des Bogenganges stehen. Dem zu Folge sind die der beiden verticalen Bogengänge horizontal gelagert, während die des horizontalen Bogenganges vertical steht; alle drei stehen senkrecht zu einander.

An jeder Ampulle werden der Boden und das Dach unterschieden. Der Boden, dem die *Crista acustica* aufruht, entspricht der Fortsetzung des convexen Umfanges des Bogenganges, das Dach entspricht der Concavität des Ganges. Die Längsaxe der Ampulle liegt in der Fortsetzung der Bogengangsaxe. An den beiden verticalen Bogengängen liegt der Boden der Ampulle in der That ventral, das Dach dorsal; am horizontalen Bogengang stehen Boden und Dach aber vertical, der Boden nach vorn, das Dach nach hinten gekehrt. — Der Entwickelungsgeschichte zu Folge entspricht die concave Seite des Bogenganges der Naht (Raphe), d. h. der Verwachsungslinie des Ganges.

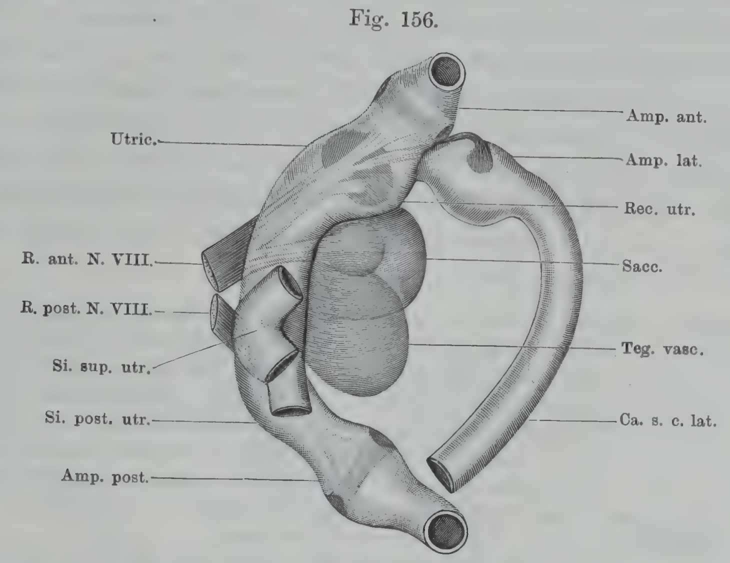
Der *Canalis semicircularis anterior* entspringt mit seinem *Crus simplex* aus dem Gipfel des *Sinus superior utriculi* und zieht von hier aus nach vorn und nach aussen. Dann krümmt er sich steil nach abwärts und geht in die *Ampulla anterior* über, die wieder nach hinten umbiegt, um caudalwärts in den vorderen Umfang des *Recessus utriculi* überzugehen. Bogengang und Ampulle besitzen ziemlich gleich dicke, feste Wandungen.

Die vordere Ampulle ist eine rundlich-ovale Blase mit niedrigem Dach (Fig. 174); an ihrem Boden findet sich das quergestellte, ziemlich niedrige Septum mit der an seinem freien Rande gelegenen *Crista acustica*, deren Richtung somit von innen und vorn nach aussen und hinten geht. Die Crista besitzt einen concaven vorderen und einen ebensolchen hinteren Rand (Fig. 170); sie verbreitert sich stark an ihren beiden Enden, welche als breite abgerundete Partien an den Seitenwänden der Ampulle etwas emporsteigen (Fig. 156). In ihrer Mitte erhöht sich die Crista zu einem niedrigen Hügel (Fig. 174). Die Cupula, die sich mit ihrer Unterfläche der Crista anpasst, ist von einer Seite zur anderen kuppelförmig

gewölbt; ihre Basis ist entsprechend der Form der Crista in der Mitte schmal, an beiden Enden verbreitert, also von einem vorderen und einem hinteren concaven Rand begrenzt, und so erscheint auch die ganze Cupula von oben betrachtet.

Auch das *Crus simplex* des *Canalis semicircularis posterior* entspringt aus dem Scheitel des *Sinus superior utriculi*; der Canal, der kürzer ist als der vordere, zieht von hier aus im Bogen nach aussen,

Fig. 156.



Häutiges Labyrinth von Rana esculenta, von oben, nach Entfernung von verschiedenen Theilen der Bogengänge. Nach einer Figur von G. Retzius, unter Benutzung der dort als durchschimmernd dargestellten Conturen (vgl. Fig. 155 auf S. 685).

hinten und abwärts und geht ventral in die *Ampulla posterior* über, die nach vorn hin in das hintere Ende des *Sinus posterior utriculi* einmündet (Fig. 156). Die Ebene des hinteren Bogenganges steht senkrecht zu der des vorderen.

Die *Ampulla posterior* hat sammt ihrer Crista und Cupula eine mit der der vorderen Ampulle fast übereinstimmende Gestalt; die Längsaxe der Crista, die quer über den Ampullenboden hinwegzieht, steht demnach vertical zu der der vorderen Crista; sie verläuft von hinten und medial nach vorn und lateral und würde, verlängert, sich mit der der vorderen Crista aussen in einem rechten Winkel schneiden (s. Fig. 156). Auch die Wand des hinteren Bogenganges ist überall von gleicher, mittlerer, Dicke.

Der *Canalis semicircularis lateralis* ist der längste der drei Bogengänge und zugleich derjenige, der am stärksten gekrümmt ist, so dass seine beiden Enden einander näher kommen, als das an den anderen Bogengängen der Fall ist. Die beiden Enden sind das vordere *Crus ampullare* und das hintere *Crus simplex*. Die laterale

Ampulle schliesst sich an den lateralen Umfang des *Recessus utriculi* an und setzt sich in den lateralen Bogengang selbst fort, der, mit seiner Ebene etwa horizontal gelagert, nach hinten zieht, dabei in weitem Bogen lateralwärts ausladend. Hinten biegt er dann zunächst medialwärts um, zieht vor der Concavität des hinteren Bogenganges vorbei — kreuzt sich also mit diesem — und biegt dann nach vorn um. So läuft er erst eine Strecke weit über dem *Sinus posterior utriculi*, wobei seine Ventralwand mit der Dorsalwand des *Sinus posterior* verwächst, und kommt dann, sich beträchtlich erweiternd, aber mit erheblich verdünnter Wandung, an den lateralen Umfang des Utriculus, in den er schliesslich mit schräger Richtung (von hinten und lateral nach vorn und medial) als *Crus simplex* einmündet, wie oben schon angegeben. In dem Mündungsgebiet befindet sich am Boden das *Foramen utriculo-sacculare* (Fig. 161).

Auch die *Ampulla lateralis* ist eine ovale Blase, deren Längsaxe aber quer gelagert ist. Sie kehrt ihr Dach, das höher und gewölbter ist als das der vorderen Ampulle, nach hinten, den Boden nach vorn. Das an dem Boden (also an der Vorderwand) vertical herabziehende sehr niedrige *Septum transversum* trägt eine von der Oberfläche (d. h. von hinten) gesehene dreieckige, etwas concavirte *Crista acustica*, deren breiteres abgerundetes Ende nach oben, deren spitzes Ende nach unten gerichtet ist. Auf der Crista ruht eine verhältnissmässig sehr hohe Cupula, welche in der Aufsicht (also von hinten her betrachtet) dreieckig erscheint, da sie der Form der Crista sich anpasst.

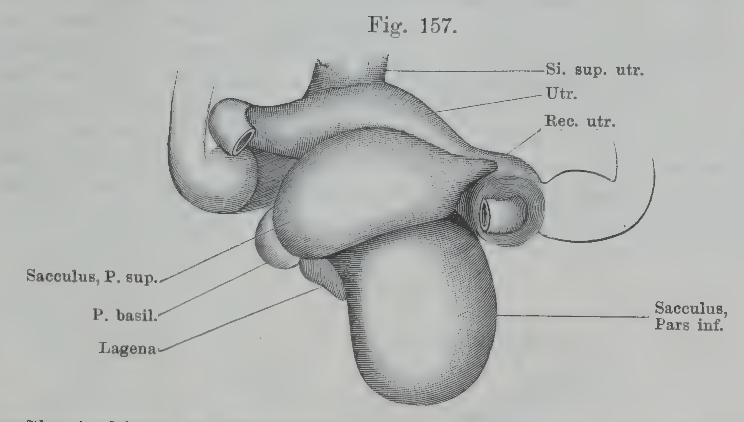
Die Wand des lateralen Bogenganges und seiner Ampulle besitzt in der Hauptsache dieselbe Dicke, wie die der anderen Bogengänge; erheblich verdünnt ist nur die Wand des *Crus simplex* an der Einmündung in den Utriculus.

Das hintere Endstück des lateralen Bogenganges geht mit mehreren anderen Theilen Verwachsungen ein. Gleich nachdem es in die Richtung nach vorn umgebogen ist, verwächst seine Ventralwand mit der dorsalen Wand des *Sinus posterior utriculi*; je näher der Mündung, um so mehr betrifft die Verwachsung die mediale Wand des Canals und die laterale des Utriculus. An die laterale Wand des hinteren Canalendes legt sich der obere Theil des Sacculus eng an, etwa bis zur halben Höhe des Canalumfanges emporreichend (Fig. 161). Hinter dem Sacculus ist der laterale Canalumfang eine Strecke weit frei; noch etwas weiter hinten wird er von dem *Ductus perilymphaticus* berührt, der an ihm herabzieht, nachdem er weiter vorn dem dorsalen Umfange des Canals auflag (Figg. 161 bis 163). Endlich geht auch die ventrale Wand des Canales dicht hinter der Mündung eine Verwachsung ein, und zwar mit der dorsalen Wand der *Pars neglecta* (Fig. 161).

Den Hauptabschnitt der *Pars inferior* des häutigen Labyrinthes bildet der Sacculus. Derselbe stellt eine im Ganzen etwa oval gestaltete grosse Blase dar, deren Längsaxe von hinten und oben nach vorn und unten gerichtet ist, die aber durch mehrere Ausbuchtungen complicirt wird. Wie Querschnitte ergeben, sind an dem Sacculus zwei

Abschnitte, ein oberer und ein unterer, zu unterscheiden, die durch eine deutliche von hinten nach vorn über die Aussenwand des Sacculus verlaufende Einziehung von einander getrennt sind. Der Einziehung entspricht im Innern eine gegen das Lumen vorspringende Falte (Figg. 160 bis 162). Gegenüber dieser Falte der Aussenwand findet sich auch an der medialen Sacculuswand eine durch den *R. posterior N. acustici* bedingte Falte, die an der Innenwand die Grenze zwischen einem oberen und einem unteren Sacculustheil wenigstens eine Strecke weit andeutet. Sie trennt die *Pars neglecta* von der Lagena und weist die erstere der oberen, die untere der unteren Sacculusabtheilung zu. Die beiden Sacculusabtheilungen stehen nach vorn bis an den *Recessus utriculi* in weiter Verbindung mit einander; durch den quer gelagerten

Fig. 157.



Ungefähre Ausdehnung der oberen Sacculusabtheilung. Auf Grund der Befunde an Querschnittserien in die Retzius'sche Figur eingetragen (vgl. Fig. 153 auf S. 684).

Recessus werden sie schärfer von einander getrennt, doch setzen sich beide noch eine Strecke weiter als blinde Recessus nach vorn fort: die obere Abtheilung oberhalb, die untere unterhalb des *Recessus utriculi.*

In den Retzius'schen Abbildungen (Fig. 153, 155) ist die laterale Einziehung nur in der hinteren Hälfte des Sacculus angegeben und der darüber befindliche Sacculusabschnitt als *Tegmentum vasculosum* bezeichnet. Aus Querschnittserien (Figg. 160 bis 162) geht aber hervor, dass die Trennung des Sacculus in einen oberen und einen unteren Theil sich an der lateralen Sacculuswand über die ganze sagittale Ausdehnung derselben hinweg deutlich markirt. Auch in den anderen mir bekannten Abbildungen des häutigen Labyrinthes vom Frosche ist der obere Sacculusabschnitt nicht ganz correct dargestellt, indem er zu wenig hoch in die Höhe ragt und nicht weit genug nach vorn fortgesetzt ist. So erscheint er nur als eine dorsale Ausbuchtung des hintersten Sacculusabschnittes, die als *Tegmentum vasculosum s. Membrana Reissneri* (C. Hasse, 1873)

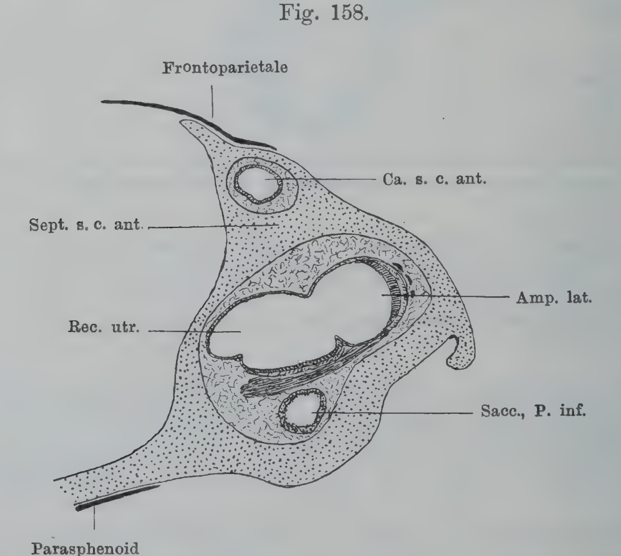
bezeichnet wird. Hierüber siehe später. Dass die Wand des Sacculus sich an die laterale Utriculuswand anlegt, indem sie diese Wand „überstülpt", hat am klarsten Kuhn angegeben: „Es ist somit die ganze untere und die laterale Fläche des Utriculusrohres im hinteren und oberen Abschnitte der *Pars inferior* gelegen und der innere Schlauch an diesen Stellen von einer zweiten Blasenwand umgeben."

In Fig. 157 habe ich versucht, in der Retzius'schen Figur anzugeben, wie die Gestalt und Ausdehnung der oberen Sacculushälfte etwa sein dürfte auf Grund der Befunde an Querschnittserien. Eine Controle könnte durch Modelle leicht gewonnen werden und wäre sehr erwünscht.

Figg. 158 bis 165.

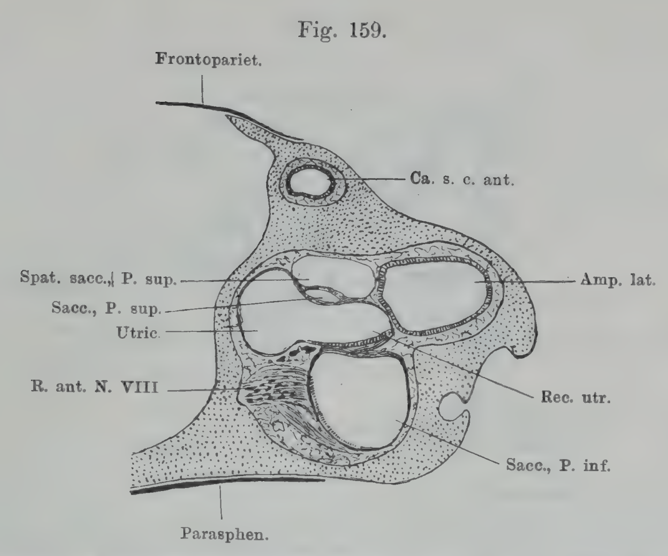
Querschnitte, von vorn nach hinten auf einander folgend, durch die Ohrkapsel einer jung umgewandelten *Rana fusca* von 13 mm Länge. Vergr. 30fach. Für alle Figuren ist zu beachten: Die Ohrkapsel ist noch fast überall knorpelig, nur in Fig. 164 und 165 sind in der Begrenzung des *Foramen jugulare* die ersten perichondralen Knochenlamellen ausgebildet, mit deren Entstehung das *Occipitale laterale* seinen Anfang nimmt. Die Wände des häutigen Labyrinthes haben noch nicht ihre definitive Stärke erlangt. Das Labyrinth füllt die Ohrkapsel noch viel vollständiger aus als später, daher ist das perilymphatische Raumsystem wenig ausgedehnt (seine Anordnung entspricht aber der auch später vorhandenen).

Fig. 158.



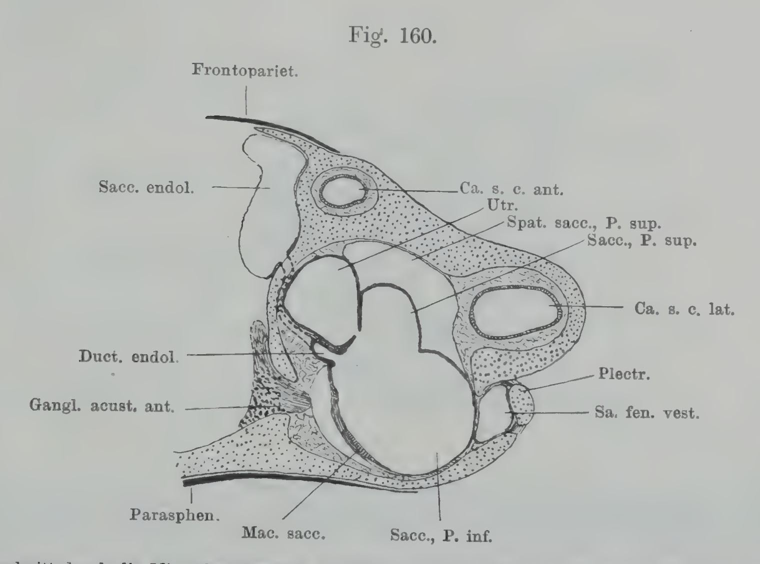
Querschnitt durch den vorderen Theil der Kapsel. Recessus utriculi mit der horizontal am Boden liegenden Macula acustica; Ampulla lateralis mit der senkrecht stehenden Crista acustica. Vorderster Theil des Sacculus; zwischen ihm und dem Recessus utriculi der vordere Acusticusast.

Fig. 159.



Querschnitt dicht vor dem Foramen acusticum anterius. Utriculus mit Recessus utriculi (Macula acustica!), Ampulla lateralis, unterer Theil des Sacculus und vorderster Zipfel der oberen Sacculusabtheilung. Letztere bedeckt vom oberen Theil des Spatium sacculare cavi perilymphatici.

Fig. 160.



Querschnitt durch die Mitte des Foramen acusticum anterius. Utriculus, Foramen utriculo-sacculare; obere und untere Sacculusabtheilung, die letztere mit der Macula acustica. Oberer Theil des Spatium sacculare und Saccus fenestrae vestibuli des Cavum perilymphaticum. Abgang des Ductus endolymphaticus aus dem Sacculus. Der weitere Verlauf des Ductus ist punktirt angegeben; das Foramen endolymphaticum der medialen Ohrkapselwand lag in diesem Falle caudal von dem Ostium des Ductus.

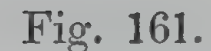
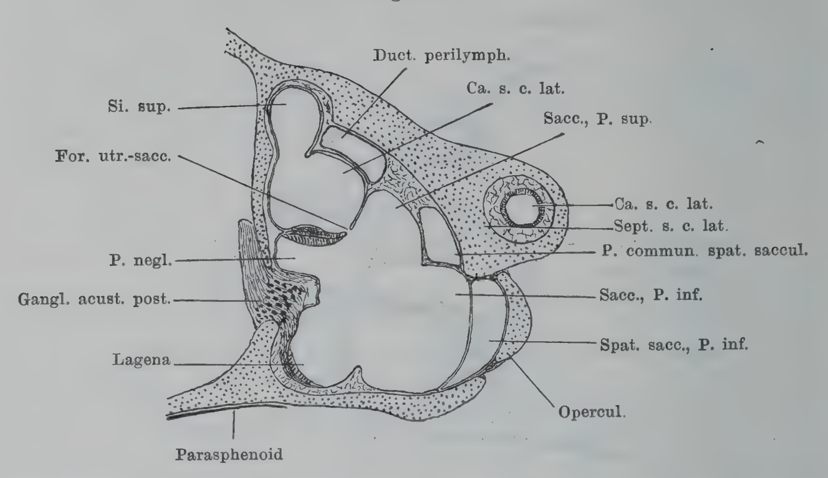
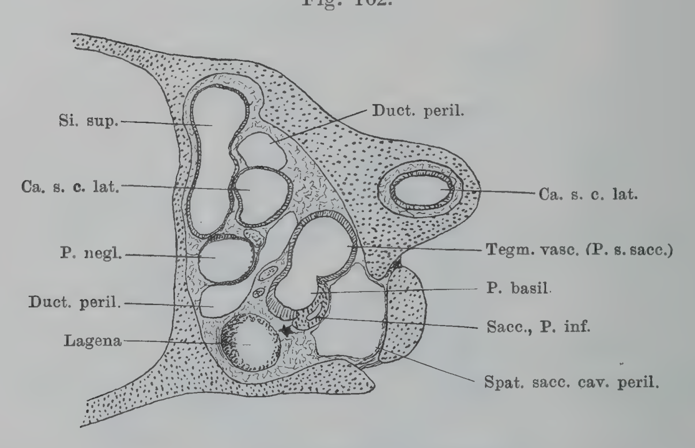


Fig. 161.



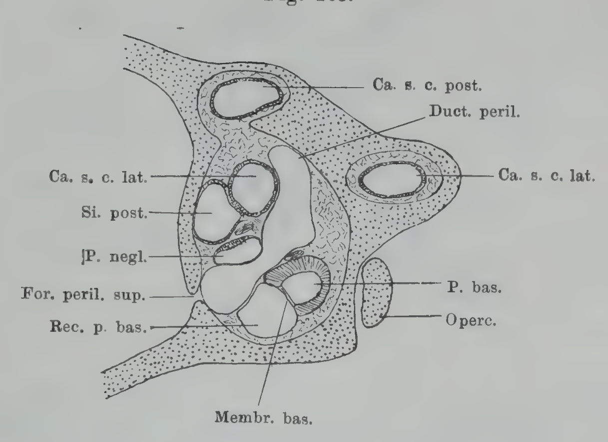
Querschnitt durch das Foramen acusticum posterius. Utriculus mit Sinus superior und Einmündung des Canalis semicircularis lateralis. Foramen utriculo-sacculare. Pars superior und Pars inferior sacculi; Pars [neglecta mit Macula neglecta; Lagena mit Macula lagenae. Pars inferior und Pars communicans des Spatium sacculare cavi perilymphatici; Ductus perilymphaticus, vorderster Theil.

Fig. 162.



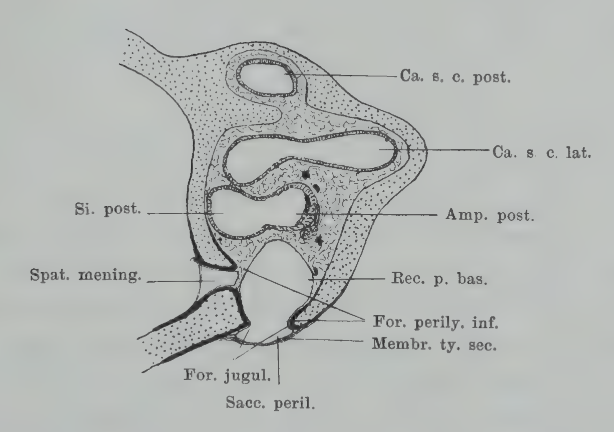
Querschnitt hinter dem Foramen acusticum posterius. Utriculus mit Sinus superior; Canalis lateralis dicht hinter der Mündungsstelle. Hinterer Theil der Pars neglecta mit Macula neglecta und verdünnter lateraler und ventraler Wandung (darüber der Ramulus neglectus). Hinterster Theil der Lagena mit dem Ende der Macula. Pars basilaris in Verbindung mit der oberen Sacculusabtheilung; der hinterste Theil der unteren Sacculusabtheilung liegt ihr lateral an. Die beiden Nerven medial von der Pars basilaris sind der Ramulus basilaris (ventral) und der Rest des R. posterior N. VIII (dorsal). Spatium sacculare cavi perilymphatici und Ductus perilymphaticus, letzterer zweimal getroffen.

Fig. 163.



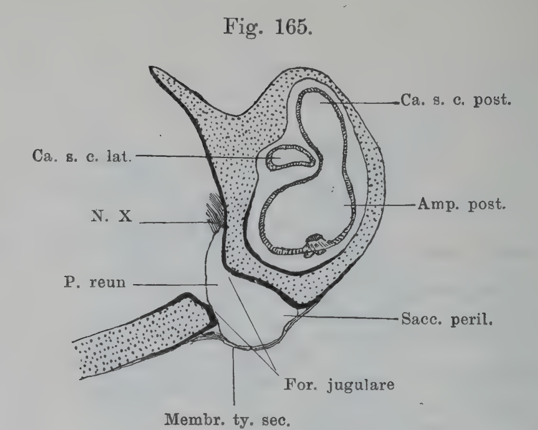
Querschnitt durch den vorderen Umfang des Foramen perilymphaticum superius. Sinus posterior utriculi, Crus simplex canalis lateralis; Pars neglecta, hinterster Theil (darüber der hintere Zweig des Ramulus neglectus). Pars basilaris mit Membrana basilaris. Ductus perilymphaticus; Recessus partis basilaris des Saccus perilymphaticus. Über der Pars basilaris der hintere Ast des N. VIII.

Fig. 164.



Querschnitt durch das Gebiet des Foramen jugulare mit den Mündungen des For. perilymphaticum superius (nicht bezeichnet) und For. perilymphaticum inferius. Sinus posterior utriculi, Ampulla posterior mit dem lateralen Ende der Crista acustica. Can. lateralis in querem Verlauf vor dem Canalis posterior. Spatium meningeale, Saccus perilymphaticus, Recessus partis basilaris.

Fig. 165.



Querschnitt durch den hinteren Theil des Foramen jugulare (im Umkreise desselben perichondrale Knochenlamellen als Anfang des Occipitale laterale). Hinterer Umfang des Canalis lateralis. Canalis posterior der Länge nach getroffen; Ampulla posterior mit Crista acustica am Boden, darunter der hinzutretende Nerv. Pars reuniens des Ductus perilymphaticus und Saccus perilymphaticus, Membrana tympani secundaria.

Der obere Theil des Sacculus liegt unter dem Utriculus, wölbt sich aber auch am äusseren Umfang desselben recht beträchtlich in die Höhe. Durch das länglich schlitzförmige *Foramen utriculo-sacculare*, das am dorso-medialen Umfang in der hinteren Hälfte der oberen Sacculusabtheilung liegt, communicirt der Sacculus mit dem Utriculus, und im Umkreis dieser Oeffnung sind auch die Wände beider Theile eine Strecke weit verwachsen. Am medialen Umfang des Foramens betrifft die Verwachsung allerdings nicht den Sacculus selbst, sondern eine seiner Ausbuchtungen, die *Pars neglecta*. Lateral vom *Foramen utriculo-sacculare* wölbt sich der Sacculus am lateralen Umfang des *Crus simplex Canalis semicircularis lateralis* und vor diesem an dem des Utriculus bis etwa zur halben Höhe dieser Theile empor; auch hier besteht Verwachsung der eng an einander liegenden Wände (Figg. 160, 161). Nach vorn reicht der obere Sacculusabschnitt bis an den *Recessus utriculi*; ein platter Zipfel schiebt sich sogar, wie bemerkt, noch auf den *Recessus utriculi* eine Strecke weit nach vorn vor (Fig. 159). Auch hinten schliesst die obere Sacculusabtheilung blind ab und zwar als grössere Kuppel, die als *Tegmentum vasculosum* von Deiters bezeichnet wurde. Sie wölbt sich über die *Pars basilaris* hinweg, die die hinterste blasenförmige Ausbuchtung der unteren Sacculusabtheilung darstellt, und ihre Wände gehen in die der *Pars basilaris* über (Fig. 162).

Dieser hinterste Theil der oberen Sacculusabtheilung besitzt somit eine selbstständige freie mediale Wandung; davor legt sich die mediale Wand an den *R. posterior* des *N. acusticus* und seinen *Ramulus neglectus* an; noch weiter vorn wird sie von der grossen Eingangsöffnung zur *Pars neglecta*, sowie von dem *Ostium ductus endolymphatici* eingenommen und ist im Uebrigen der medialen Ohrkapselwand zugekehrt. Ventralwärts geht sie in die mediale Wand der unteren Sacculusabtheilung über; eine Grenze wird streckenweise (hinten) durch den *R. posterior N. acustici* angegeben, der die mediale Sacculuswand gegen das Sacculuslumen vorbuchtet. Weiter vorn verstreicht diese Falte.

Der grössere unter e Abschnitt des Sacculus reicht nicht so weit nach hinten als der obere, dehnt sich dagegen nach vorn hin unterhalb des *Recessus utriculi* weiter aus. Hinten ist er complicirt durch zwei Ausbuchtungen (Lagena und *Pars basilaris*); in der Hauptsache stellt er eine einheitliche, von innen-vorn nach aussen-hinten abgeplattete Blase dar. An seiner medialen Wand liegt innen die ovale *Macula acustica sacculi*, an der sich der von oben kommende *Ramulus sacculi* des *R. anterior N. VIII* fächerförmig ausbreitet. Die Ebene der Macula steht vertical und entspricht der Ebene des vorderen Bogenganges (Breuer). Auf der Macula ruht die grosse Otolithenmasse des Sacculus, die als rundliche, etwas abgeplattete Scheibe den allergrössten Theil des Sacculus, besonders die unteren Partieen desselben, ausfüllt.

Die Otolithenmasse des Sacculus (die den letzteren auch kurz als Steinsack bezeichnen liess) ist vom Dach der Mundhöhle aus, nach Entfernung der Schleimhaut derselben, schon durch das Parasphenoid und den Boden der Ohrkapsel erkennbar, dicht vor dem Ursprung des *M. levator scapulae inferior*, der ihren hinteren Theil mit seinen vordersten Fasern verdeckt.

Die Wände des Sacculus sind von verschiedener Dicke. Am dicksten ist die mediale Wand der unteren Hälfte, die mit der medialen Ohrkapselwand durch lockeres Gewebe verbunden ist. Besonders dick ist sie in der Gegend der *Macula acustica*, und hier besitzt sie auch das homogene glasige Aussehen, das z. B. die Wände der Bogengänge darbieten. Doch bleibt sie auch hier an Dicke hinter den Bogengängen zurück. Je weiter von der Macula, um so mehr verdünnt sie sich und wird am lateralen Umfang zu einer sehr zarten, dünnen Membran. Die Wand der oberen Abtheilung ist überall sehr dünn und, wie geschildert, in einem ausgedehnten Gebiet mit der lateralen Wand des *Crus simplex canalis lateralis* und mit der des Utriculus verwachsen; der vordere Zipfel der oberen Sacculusabtheilung verwächst mit der Dorsalwand des *Recessus utriculi.* Am lateralen Umfang der unteren Hälfte des Sacculus dehnt sich der weite untere Theil des *Spatium sacculare cavi perilymphatici* aus, dessen Wand sich der Sacculuswand eng anlegt. Auch der von hier aus dorsalwärts ziehende röhrenförmige Theil des *Spatium sacculare* bleibt der lateralen Sacculuswand eng angeschlossen, und schliesslich legt sich der obere Theil des *Spatium sacculare* über den vorderen Sacculuszipfel herüber (Fig. 159).

Mit dem Sacculus stehen drei mit Nervenendstellen versehene nischenförmige Ausbuchtungen in Verbindung: die Lagena, die *Pars*

basilaris und die *Pars neglecta*; als vierte Ausbuchtung, die aber keine besondere Endstelle enthält und ohne scharfe Grenze in die obere Sacculusabtheilung übergeht, wird das *Tegmentum vasculosum* genannt. Von der oberen Sacculusabtheilung geht ausserdem noch der *Ductus endolymphaticus* aus.

Die Lagena ist eine oval gestaltete Ausbuchtung am medialen Umfang der unteren Sacculusabtheilung nahe dem hinteren Umfang derselben und selbst über denselben hinweg caudalwärts vorragend. Ihr breiteres Ende ist nach vorn, ihr schmäleres nach hinten gerichtet (Fig. 154). Die weite runde Eingangsöffnung, durch die sie mit dem unteren Sacculusraum communicirt (Fig. 161), liegt näher dem hinteren Ende. Am caudal-medialen Umfang des Innenraumes liegt die *Macula acustica lagenae*, an der sich der *Ramulus lagenae* breit fächerförmig ausbreitet. Auf der Macula findet sich eine Otolithenmasse, die einer hyalinen, aus zahlreichen Kugeln zusammengesetzten Deckmembran aufruht.

Nach Breuer (1891) besitzt die *Macula lagenae* die Form eines hohlen Halbcylinders; sie ist kurz, und ihre Axe steht von oben innen nach unten aussen. „Die Ebene, die sie in der Richtung ihrer Längsaxe halbiren würde, ist parallel derjenigen des Frontalcanals „frontal“.“ (Gemeint scheint zu sein, dass die Halbirungsebene des Cylinders, von dem die Macula eine Hälfte darstellt, parallel dem Frontalcanal steht.) Der auf der Deckmembran aufruhende Otolith wird, wie es scheint, von der nach aussen vorspringenden Wand gestützt. Durch die halbcylindrische Form der Lagena wird, wie Breuer annimmt, dem Otolithen eine bestimmte „Gleitrichtung“, d. h. Verschiebung vorgeschrieben: in dorsoventralem Sinne.

Die Wand der Lagena besitzt etwa die Dicke der Bogengänge, besonders in der Gegend der Macula; caudal- und lateralwärts geht sie in die dickere Wand der *Pars basilaris*, sonst allenthalben in die dünnere Wand des Sacculus über.

Die *Pars basilaris* liegt caudal und dorsal von der Lagena, zugleich weiter lateral, da sie dem hinteren Umfang der unteren Sacculusabtheilung ansitzt. Sie ist ebenfalls etwa oval gestaltet, kleiner als die Lagena, aber zum grössten Theil mit festerer Wandung umgeben. Die ovale Communicationsöffnung mit dem Sacculus (*Aditus partis basilaris*) blickt nach vorn, lateral- und sogar etwas dorsalwärts. Sie sieht somit nicht nur in die untere Sacculusabtheilung, sondern auch in die obere, deren hinterster kuppelförmig abschliessender Theil (*Tegmentum vasculosum*) am oberen hinteren Umfang des *Aditus partis basilaris* befestigt ist (Fig. 162). Die Wand übertrifft an Dicke und Festigkeit die Wände aller anderen Labyrinthabschnitte (daher Knorpelrahmen, Deiters), mit Ausnahme einer kleinen

rundlichen Partie des medialen Umfanges, wo die feste Wand eine scharf begrenzte Lücke aufweist. Im Gebiet dieser Lücke legt sich das dünne Innenepithel der *Pars basilaris* eng an das ebenfalls sehr dünne Epithel (Endothel) des *Recessus basilaris sacci perilymphatici* an, der sich von medial und ventral her bis an die *Pars basilaris* ausdehnt. So kommt eine ausserordentlich dünne, nur durch die zwei Epithellamellen gebildete Membran zu Stande, die in der Lücke der dicken Wandung der *Pars basilaris* ausgespannt ist (Fig. 163). C. Hasse bezeichnet diese von ihm zuerst entdeckte Membran als *Membrana basilaris*; sie stellt die Partie der Wand der *Pars basilaris* dar, durch die eine Uebertragung von Wellenbewegungen im perilymphatischen Raum auf die Endolymphe der *Pars basilaris* möglich erscheint (die *Area tympanalis*, H. Sp. Harrison). Ob sie thatsächlich vorkommt, ist allerdings eine andere Frage (s. später: *Cavum perilymphaticum*). Zwischen dem *Aditus partis basilaris* und der *Membrana basilaris* liegt an der medialen Wand der *Pars basilaris* die *Papilla acustica basilaris*, eine Nervenendstelle von schmal-ovaler oder spindelförmiger Gestalt. Der *Ramulus basilaris* tritt von dorsal her an die Wand der *Pars basilaris* heran und läuft, ihrem medialen Umfang eng angeschmiegt, etwas ventralwärts, um genau von medial her die dicke Wand der *Pars basilaris* zu durchbohren.

Im Innern der *Pars basilaris* befindet sich endlich noch die schon von Deiters (1862) gesehene Deckmembran (*Membrana tectoria*), die jedoch (Retzius) nicht immer direct auf der *Papilla acustica* liegend gefunden wird, sondern zuweilen (wahrscheinlich in Folge der Vorbehandlung) quer in der Tasche, von der Papille durch einen Zwischenraum getrennt, aufgehängt ist. In der eigenthümlich gestalteten Membran finden sich an beiden Flächen runde Löcher und, von diesen ausgehend, Canäle, die die glasig homogene Substanz der Membran durchziehen.

An den lateralen Umfang der *Pars basilaris* legt sich die Wand des grossen *Spatium sacculare cavi perilymphatici* an.

Die *Pars neglecta* ist eine kleine ovale Ausstülpung der medialen Wand der oberen Sacculusabtheilung, deren Längsdurchmesser sagittal gerichtet ist. Vorn ist sie etwas breiter, hinten schmäler, der hinterste Theil buchtet sich frei nach hinten vor. Sie liegt hoch oben am Sacculus, dorsal von der Stelle, wo der *Ramus posterior* des Acusticus an die mediale Wand des häutigen Labyrinthes herantritt, und dicht unter dem Utriculus. Der niedrig-ovale, longitudinal gelagerte Eingang zu der *Pars neglecta* (vom Sacculus aus) liegt direct ventral und

medial vom *Foramen utriculo-sacculare*: der laterale Begrenzungsrand des Daches der *Pars neglecta*, der den *Aditus partis neglectae* von oben begrenzt, bildet gleichzeitig die hinteren zwei Drittel des medialen Begrenzungsrandes des *Foramen utriculo-sacculare* (Fig. 161). Bezüglich der Wandung verhält sich die *Pars neglecta* ganz analog der *Pars basilaris*, mit der sie überhaupt manche Aehnlichkeit besitzt. In der Hauptsache besteht die Wandung aus sehr dickem, festem Gewebe, das fast so dick ist als die Wand der *Pars basilaris*, nur in einem beschränkten Gebiete besteht eine „*Area tympanalis*", d. h. eine stark verdünnte Wandstrecke. Es ist dies der ventrale und der laterale Umfang des hintersten Theils der *Pars neglecta*, der sich in Form eines blinden Zipfels medial von dem *Ramulus neglectus* noch caudalwärts vorschiebt. An diesem Zipfel zieht lateral und ventral der *Ductus perilymphaticus* vorbei, und hier legt sich das Endothel dieses Ductus ganz eng an das Epithel der *Pars neglecta* an; eine trennende Bindegewebsschicht ist, wenn überhaupt vorhanden, nur sehr dünn (Fig. 162 u. 163). Die Dorsalwand der *Pars neglecta* ist mit der Ventralwand des Utriculus und des Endes des *Canalis lateralis* innig verschmolzen; demnach stösst auch die Scheidewand zwischen den beiden genannten Theilen eine Strecke weit auf sie auf.

Am Dach der *Pars neglecta* sitzt die ziemlich grosse *Macula acustica neglecta*, die durch eine mittlere Einbuchtnng in zwei mittelst einer schmalen Brücke zusammenhängende Hälften, eine vordere herzförmig-ovale und eine hintere, halbmondförmige an der hinteren Wand herabsteigende getheilt wird. Zu beiden Hälften geht der *Ramulus neglectus*, der den hinteren frei vorspringenden Theil der *Pars neglecta* von unten her umgreift, dann (am lateralen Umfang dieses Theils) emporsteigt, um sich am Dach der *Pars neglecta* mit zwei Zweigen in den beiden Hälften der Papilla zu vertheilen. (Der Theil der *Pars neglecta*, der von dem Nerven umschlungen wird, besitzt noch feste Wandungen; erst hinter dem Nerven folgt noch der Zipfel, der die verdünnte laterale und ventrale Wandung aufweist. In Fig. 154 ist dieser hinterste Theil offenbar vom Nerven losgelöst und nach vorn gedrängt; in natürlicher Lage sollte er den *Ramulus neglectus* medial bedecken und über ihn hinweg caudalwärts reichen.)

Auf der *Macula neglecta* ruht endlich die schon von Deiters beschriebene *Membrana tectoria*, die im Ganzen von S-förmiger Gestalt und hinten breiter, vorn schmäler ist. Ihre obere, der Macula anliegende Fläche ist ziemlich eben und namentlich in ihrer lateralen Partie mit zahlreichen kleinen rundlichen Löchern versehen, von denen Canäle schief durch die Substanz der Membran nach

unten und innen hin laufen. Die hintere Partie der Membran zeigt eine in die Höhle der *Pars neglecta* von oben her hineinragende Verdickung, die in der Mitte einen tiefen schmalen Einschnitt besitzt. Das Gewebe der Membran ist hell, homogen, theilweise feinstreifig und wird durch Erhärtung in Ueberosmiumsäure glasig-spröde; es stimmt völlig mit dem der *Membrana tectoria* der *Pars basilaris* überein (Retzius).

Die *Pars neglecta* wurde von Deiters (1862) beim Frosch gefunden und als accessorischer Theil der Schnecke beschrieben, dann von Hasse und Kuhn als Anfangstheil (*Pars initialis*) der Schnecke aufgefasst und geschildert. Retzius wies 1880 nach, dass diese Nervenendstelle kein Schneckentheil, sondern ein ganz eigenartiges, schon bei Fischen vorhandenes und erst bei den Säugern verschwindendes Gebilde sei, und gab ihr den Namen *Pars* (resp. *Macula*) *neglecta*; den zutretenden Nerven nannte er *Ramulus neglectus*. Schon Deiters giebt an, dass die Ausbuchtung durch den Nervenwulst in zwei Theile getheilt werde, ohne jedoch die Verhältnisse ganz klar zu erkennen. Auch die Schilderungen der übrigen Autoren geben die Thatsachen nicht ganz zutreffend wieder; erst Harrison macht darauf aufmerksam, dass sich am hinteren Theil der *Pars neglecta* eine verdünnte Wandstrecke findet. So, wie oben beschrieben, fand ich die Verhältnisse in allen untersuchten Präparaten.

Das *Tegmentum vasculosum* ist der am wenigsten scharf begrenzte Theil, dessen Ausdehnung demnach auch verschieden angegeben wird. Was Deiters, der zuerst nach dem Analogon eines *Tegmentum vasculosum* (*Membrana Reissneri*) der Säuger suchte, als solches beschreibt, scheint nur der hintere kuppelförmige Abschluss der oberen Sacculusabtheilung zu sein, der durch etwas verdickte Wandung und eigenthümlichen Zellbelag im Innern ausgezeichnet ist. Hasse dehnt das Gebiet des *Tegmentum vasculosum* weiter aus; er beschreibt als solches, ebenso wie Retzius, im Wesentlichen die laterale Wand des oberen Sacculusabschnittes, dessen vordere nnd obere Grenzen jedoch nicht ganz genau angegeben sind. Kuhn will das Gebiet des Tegmentum wieder eingeschränkt wissen und lässt nur den hinteren Abschluss der oberen Sacculusabtheilung als solches gelten.

Ich meinerseits konnte eine besondere Grenze des hinteren Kuppeltheiles gegen die obere Sacculusabtheilung ebenso wenig wie Hasse und Retzius constatiren; wenn ich den Theil, den diese beiden Forscher als *Tegmentum vasculosum* bezeichnen, indifferenter „obere Sacculusabtheilung“ nenne, so geschieht es, weil ich ihm eine grössere Ausdehnung und etwas complicirtere Gestaltung zuerkennen muss als Jene. Ueber die Frage, ob in der That die Aussenwand der oberen Sacculusabtheilung dem *Tegmentum vasculosum* (der *Membrana Reissneri*) der Sauropsiden und Säuger entspricht, möchte ich mir ein Urtheil nicht erlauben.

Von dem Sacculus geht endlich noch der *Ductus endolympha-*

ticus (*Aquaeductus vestibuli*) aus. Derselbe wurzelt als röhrenförmiger Gang am medialen Umfang der oberen Sacculusabtheilung, dicht vor dem *Aditus partis neglectae* und etwa in gleicher Höhe desselben, medial vom vordersten Ende des *Foramen utriculo-sacculare* (Fig. 160). Das Anfangsstück ist etwas verbreitert und geht dann bald in den engeren Gang über, der medial vom Utriculus aufsteigt und durch das *Foramen endolymphaticum* der medialen Ohrkapselwand in die Schädelhöhle dringt, wo er sich zwischen das parietale und das cerebrale Blatt der *Dura mater* (in ein *Spatium interdurale endolymphaticum*, O'Neil 1898) einlagert. In Fig. 160 ist der Verlauf des Ganges punktirt angegeben. Das *Foramen endolymphaticum* liegt nicht in derselben Ebene wie der Anfangstheil, sondern in diesem Falle etwas weiter caudal. So fand ich es bei jüngeren Thieren; bei älteren ist die Richtung des Ganges eine etwas nach vorn hin aufsteigende, da das *Foramen endolymphaticum* etwas vor dem Abgang des Ductus vom Sacculus liegt.

Der Uebergang des *Ductus endolymphaticus* in den *Saccus endolymphaticus* und das Verhalten des letzteren in der Schädelhöhle und im Wirbelcanal wurde Theil II, S. 126 ausführlich dargestellt. (Bezüglich der Hüllen, zwischen denen die Theile des *Saccus endolymphaticus* liegen, ist kürzlich von Sterzi eine neue Auffassung vertreten worden, auf die jedoch hier nicht eingegangen werden kann; siehe die im Literaturverzeichniss genannten Arbeiten von Sterzi.)

Dass die Kalksäcke die vom *Saccus endolymphaticus* im Schädel und im Wirbelcanal, ja noch an den Spinalganglien gebildet werden, etwas mit der Hörfunction zu thun haben, ist auszuschliessen, auch eine Beziehung zur statischen Function ist höchst unwahrscheinlich. Ihre Bedeutung muss somit nach einer anderen Seite hin liegen: sie scheinen als Kalkreservoirs zu dienen, die zu den Stoffwechselvorgängen in Beziehung stehen, vielleicht bei der Production der Geschlechtsproducte von Wichtigkeit sind (s. S. 311), vielleicht auch bei der Knochenbildung eine Rolle spielen (Th. II, S. 127). Die kalkabsondernde Fähigkeit der Zellen der *Sacci endolymphatici* erklärt sich durch die Herkunft derselben aus dem Labyrinthbläschen, dessen Wandung ja dieselbe Fähigkeit bei der Production der Otolithen äussert. Die Otolithenproduction, die wahrscheinlich im Dienste der statischen Function steht, dürfte wohl die ursprünglichste Form gewesen sein, in der die Kalkabsonderung des Labyrinthbläschens auftrat; die Entwickelung der extralabyrinthären Kalksäcke ist dann ein sehr interessantes Beispiel von Ausnutzung einer mit specifischer Fähigkeit begabten Kategorie zelliger Elemente zu neuen Zwecken.

Zu den im zweiten Theil (S. 127) gegebenen historischen Angaben mag noch nachgetragen sein, dass eine vollständig genaue Beschreibung der Kalksäckchen sich bereits bei Caspar Bartholinus jun. findet, und dass Blasius nur die

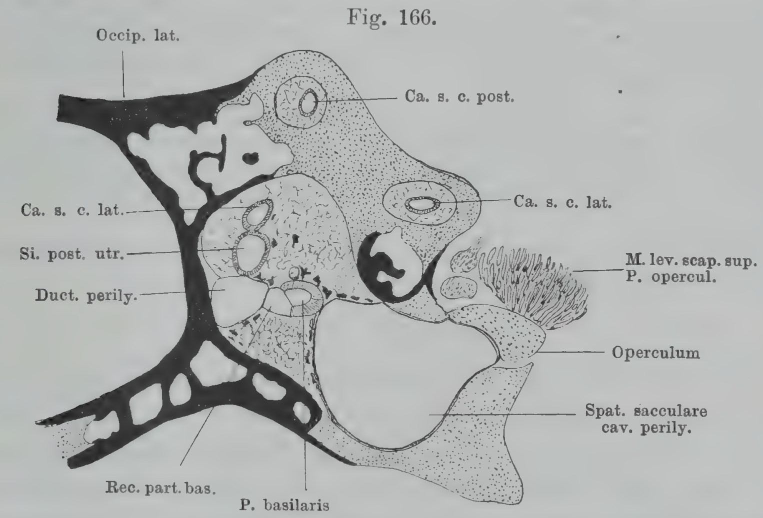
Schilderung von Bartholinus wiedergiebt. Ich verdanke diese Mittheilung Herrn Professor Rud. Burckhardt in Basel.

c) Umgebung des häutigen Labyrinthes. Topographie.

c) Umgebung des häutigen Labyrinthes. Topographie.

Wie schon bemerkt, füllt das häutige Labyrinth den Raum der Ohrkapsel nicht vollständig aus, sondern zwischen ihm und den Wandungen der letzteren bleiben Räume, die theils von lockerem perilabyrinthärem (perilymphatischem) Gewebe, theils von einem wirklichen perilymphatischen Raum, der eine Flüssigkeit (Perilymphe) enthält, eingenommen sind. Das Missverhältniss zwischen dem häutigen Labyrinth und der Ohrkapsel ist beim jung umgewandelten Frosch noch nicht sehr bedeutend (s. Figg. 158 bis 165), nimmt aber im Laufe des Wachsthums ausserordentlich zu, da die Ohrkapsel viel mächtiger wächst, als das häutige Labyrinth (vergl. Fig. 166 mit Figg. 161 u. 162). Hand in Hand damit vermehrt sich die Menge des perilymphatischen Gewebes und die

Fig. 166.



Querschnitt durch den hinteren Theil der Ohrkapsel von einer erwachsenen Rana esculenta, besonders um das Grössenverhältniss des häutigen und knöchernen Labyrinthes beim erwachsenen Thiere zu demonstriren. Occipitale laterale schwarz (Markräume leer gelassen), Knorpel der Synchondrosis prootico-occipitalis punktirt.

Ausdehnung des perilymphatischen Raumes. Die Ohrkapsel ist innen bekleidet mit dem Periost, einer dünnen, mit Pigmentzellen besäeten Bindegewebsmembran, die sich leicht von den Wandungen der Kapsel loslösen lässt. Sie bildet die äussere Anheftungsfläche für die Balken des perilymphatischen Gewebes; auch die Wände des perilymphatischen Raumes dehnen sich stellenweise bis zu ihr aus und verschmelzen dann mit ihr; an anderen Stellen aber wird auch die Wand des *Cavum perilymphaticum* mit dem Periost nur durch lockeres maschiges Gewebe verbunden. Das perilymphatische Maschengewebe ist reich an Pigmentzellen, stellenweise durchsetzt von Blutgefässen und Nervenzweigen.

Die mediale Wand des Utriculus und des Sacculus liegt der medialen Ohrkapselwand nahe und wird mit ihr durch eine nicht sehr dicke Schicht perilymphatischen Gewebes verbunden. Fixirt wird sie an die mediale Ohrkapselwand vor allen Dingen durch die beiden Acusticusäste. Viel grösser als medial ist der

Abstand zwischen dem häutigen Labyrinth und der Ohrkapsel am lateralen Umfang des ersteren, und hier wieder besonders in der hinteren Hälfte, wo sich das weite *Spatium sacculare* des *Cavum perilymphaticum* ausdehnt. In der vorderen Hälfte wird der laterale Umfang der unteren Sacculusabtheilung durch perilabyrinthäres Gewebe an die Ohrkapselwand befestigt, und dieses umgiebt auch in ziemlich reichlicher Schicht die Theile, die in dem vorderen Raum der Ohrkapsel liegen (*Recessus utriculi*, vordere und laterale Ampulle, vorderes Ende der unteren Sacculusabtheilung). Die obere Sacculusabtheilung wird dagegen bis nach vorn hin vom perilymphatischen Raum begleitet. Die Theile des hinteren Ohrkapselraumes (*Canalis posterior* und seine Ampulle, *Crus simplex* des *Canalis lateralis*) werden von reichlichem perilabyrinthärem Gewebe umgeben. Letzteres dehnt sich auch um den *Ductus perilymphaticus* und den *Recessus partis basilaris* des *Saccus perilymphaticus* herum aus.

Die Bogengänge sind in ihren Canälen von perilabyrinthärem Gewebe umgeben, das grosse Maschenräune einschliesst und zart und fest ist. Bei jungen Thieren, wo der Zwischenraum zwischen der Bogengangswandung und der Skeletwand nur klein ist, umgiebt das Gewebe den Gang allseitig gleichmässig; auch bei älteren Thieren habe ich eine typische excentrische Lage des Ganges nicht constatiren können.

Um eine genaue Vorstellung von der Vertheilung des perilabyrinthären Gewebes bei älteren Thieren zu erhalten, wären besondere Untersuchungen an Material nöthig, bei dem das Eindringen der Fixationsflüssigkeit durch die Knochenwände durch specielle Maassnahmen ermöglicht würde. Sonst erhält man immer Schrumpfungen.

Jedenfalls ist die Befestigung des häutigen Labyrinthes in der Ohrkapsel eine ausserordentlich geringe.

d) N. acusticus.

d) N. acusticus.

Am *N. acusticus* sind zwei Wurzeln zu unterscheiden, eine *Radix ventralis* und eine *Radix dorsalis* (Theil II, S. 122). Beide treten in das Gebiet der *Eminentia acustica* der *Medulla oblongata* (Theil II, S. 30) ein. Jede der beiden Wurzeln steht mit einem Ganglion in Verbindung: die *Radix ventralis* mit dem *Ganglion acusticum anterius* und die *Radix dorsalis* mit dem *Ganglion acusticum posterius*. Beide Ganglien liegen in den gleichnamigen Oeffnungen der Ohrkapsel; jedes von ihnen giebt einen kräftigen Nerven ab: *Ramus acusticus anterior* und *Ramus acusticus posterior*, die sich in dem Raum der Ohrkapsel am häutigen Labyrinth vertheilen. Jeder der beiden Hauptäste versorgt vier Nervenendstellen.

Das *Ganglion acusticum anterius* liegt im *Foramen acusticum anterius* und setzt sich in den *R. acusticus anterior* fort. Derselbe ist nur sehr kurz, da er bald in seine Endäste zerfällt (Fig. 154). Von diesen geht der erste, der *Ramulus sacculi*, ventralwärts an der medialen Wand des Sacculus und löst sich im Gebiet der *Macula sacculi* in seine Endfasern auf. Die Fortsetzung des *Ramus anterior*

verläuft nach vorn am medialen Umfang des Sacculus, wendet sich dann mehr lateralwärts zwischen den *Recessus utriculi* und den Sacculus (Fig. 158), giebt den *Ramulus recessus utriculi* zum ventralen Umfang des *Recessus utriculi* (*Macula recessus utriculi*) ab und theilt sich dann in den lateralen *Ramulus ampullae lateralis* und den medialen *Ramulus ampullae anterioris.* Der erstere läuft unter dem Boden des *Recessus utriculi* lateralwärts zum Boden der lateralen Ampulle und der daselbst gelegenen *Crista acustica*, der zweite zieht unter dem *Recessus utriculi* weiter nach vorn unter die vordere Ampulle, an deren vorderem Umfang er sich im Gebiet der hier gelagerten *Crista acustica* vertheilt (Figg. 153, 156).

Das *Ganglion acusticum posterius*, das im *Foramen acusticum posterius* liegt, giebt den *R. acusticus posterior* ab, dessen Verlaufsrichtung in der Hauptsache nach hinten und aussen geht (Fig. 154). Der erste Zweig, der von ihm abgeht, ist der *Ramulus lagenae*: derselbe läuft ventralwärts zum medialen Umfang der Lagena, an deren *Macula acustica* er sich vertheilt. Neben ihm geht der *Ramulus neglectus* ab, der den hinteren Theil der *Pars neglecta* umschlingt, indem er zunächst an seinem ventralen Umfang lateralwärts tritt, dann sich an seinem lateralen Umfang (hinter der Stelle, wo die *Pars neglecta* mit dem Sacculus zusammenhängt) aufwärts wendet, um sich am Dach der *Pars neglecta* mit zwei Zweigen (einem vorderen und einem hinteren) in beiden Hälften der hier gelegenen *Macula neglecta* zu verzweigen.

Der *Ramulus neglectus* berührt mit seinem ventralen und lateralen Umfang den *Ductus perilymphaticus*; seine beiden Endäste sind eingelagert in die einheitliche Scheidewand, die durch Verschmelzung des Bodens des *Canalis lateralis* und des Daches der *Pars neglecta* zu Stande kommt. — In dem Winkel, der durch Divergenz des *Ramulus neglectus* und des *Ramulus lagenae* gebildet wird, ist die spindelknorplige Scheide der Nerven (s. später) besonders dick und hält diese gewissermaassen aus einander; zwischen ihnen und der medialen Sacculuswand liegt ein mit lockerem maschigem Gewebe erfüllter Raum.

Nach Abgabe des *Ramulus neglectus* zieht der *R. posterior N. VIII* nach hinten und lateralwärts am ventralen Umfang des *Ductus perilymphaticus.* Dieser Ductus legt sich also genau in den Winkel zwischen dem *Ramulus neglectus* und dem Stamm des hinteren Acusticusastes ein. Der letztere gelangt dann an den dorsalen Umfang der *Pars basilaris* und theilt sich hier in den *Ramulus basilaris* und den *Ramulus ampullae posterioris.* (Beide sind in Fig. 162 dargestellt, aber nicht bezeichnet.) Der *Ramulus basilaris* steigt an der media-

len Wand der *Pars basilaris* herab und durchbohrt dieselbe dann von medial her, um sich an der *Papilla basilaris* zu vertheilen. Der *Ramulus ampullae posterioris* endlich, der letzte Rest des *R. posterior*, läuft weiter nach aussen und hinten über die *Pars basilaris* hinweg (Figg. 163, 166) und frei durch das perilymphatische Gewebe zum Boden der *Ampulla posterior*, um sich an der hier gelegenen *Crista acustica* zu vertheilen (Fig. 156).

e) Gefässe des Labyrinthes.

e) Gefässe des Labyrinthes.

In Theil II, S. 298 wurde eine *A. auditiva* beschrieben, die von der *A. basilaris* abgeht und mit dem *R. anterior N. acustici* durch das *Foramen acusticum anterius* in die Ohrkapsel dringt. Auf Schnitten finde ich noch ein zweites Gefäss, das mit dem hinteren Acusticuszweig an dessen ventralem Umfang die Ohrkapsel betritt. Die weitere Vertheilung dieser Gefässe wurde bisher nicht untersucht. Auch über die Venen ist bisher nichts bekannt.

Einen besonderen Reichthum an Capillargefässen beschrieb Deiters in der Wand der hinteren Kuppel der oberen Sacculusabtheilung, die er deshalb auch als *Tegmentum vasculosum* auffasst; Hasse vermochte diesen besonderen Reichthum an Gefässen nicht zu bestätigen, hat aber allerdings keine injicirten Präparate untersucht. Ich habe diese Frage nicht speciell verfolgt.

Im Gegensatz zu dem gänzlichen Mangel genauen Wissens über die Blutgefässe des häutigen Labyrinthes steht die eingehende Kenntniss, die wir von den das Labyrinth umgebenden Lymphräumen, den perilymphatischen Räumen, besitzen. Wie schon bemerkt, sind sie nicht nur als Theile des Circulationssystemes von Bedeutung — als welche sie auch zur Erneuerung der Endolymphe in Betracht kommen —, sondern besitzen auch mechanische Aufgaben: die Uebertragung von Schwingungen der Columella (also des Trommelfelles) auf Theile des häutigen Labyrinthes. Sie sind sehr ausgedehnt und durchsetzen, von selbstständigen Wandungen umgeben, das perilabyrinthäre (perilymphatische) Gewebe. Zu unterscheiden sind: ein Hauptraum (*Spatium sacculare*) und zwei Fortsetzungen desselben, der *Ductus fenestrae vestibuli* und der *Ductus perilymphaticus*.

Unklar sind bisher die Beziehungen des perilymphatischen Gewebes zum perilymphatischen Raum. Das perilymphatische Gewebe ist sehr weitmaschig; die Maschen erscheinen auf Schnitten leer, sind also jedenfalls nicht mit Zellen erfüllt, sondern können nur eine Flüssigkeit enthalten, die dann doch wohl zum Lymphsystem irgendwie in Beziehung stehen wird. Wie aber jene Maschenräume

mit den geschlossenen Lymphräumen in Verbindung treten, ist unbekannt; jedenfalls kann ich einen weiten Uebergang der perilymphatischen Räume in die Maschenräume des perilymphatischen Gewebes nicht zugeben.

An dem Hauptraum des *Cavum perilymphaticum*, der als *Spatium sacculare* (Harrison) bezeichnet werden kann wegen seiner innigen topographischen Beziehungen zum Sacculus, können auch wieder zwei Abtheilungen, eine untere und eine obere, unterschieden werden. Die grosse untere Abtheilung liegt lateral vom hinteren Theil des Sacculus und seinen Adnexen: Lagena und *Pars basilaris* (Fig. 166). Sie nimmt den weiten Raum ein, der zwischen diesen Theilen und der lateralen Ohrkapselwandung beim erwachsenen Thiere bleibt (bei jungen Thieren ist dieser Raum viel kleiner, Fig. 162). Caudal, ventral, lateral und dorsal dehnt sich das *Spatium sacculare* bis an die Ohrkapselwand aus, medial legt sich seine Wand an die Pars basilaris, die Lagena und den Sacculus an. Die Aussenwand des Sacculus, an die sich die Wand des perilymphatischen Sackes anlegt, ist dünn, die Aussenwände der Lagena und der *Pars basilaris* dagegen sind dick (Fig. 166). (Es wird somit eine directe Beeinflussung der Lagena und Pars basilaris durch das *Spatium sacculare* auszuschliessen sein.) Am Sacculus reicht das Spatium dorsalwärts bis an den oberen Rand der oberen Abtheilung; von hier spannt sich also die Wand des Spatium lateralwärts herüber zum Periost des Ohrkapseldaches. Caudalwärts und ventralwärts reicht das Spatium bis zur Grenze des Sacculus und selbst über diese hinaus. Wie weit die Ausdehnung in der unteren Sacculusabtheilung nach vorn hin geht, vermag ich mit Bestimmtheit nicht anzugeben; bei jüngeren Thieren ist diese Ausdehnung sehr gering, bei älteren mag sie etwas grösser sein, doch scheint auch bei diesen die Aussenwand der unteren Sacculusabtheilung in ihrer vorderen Partie mit der Ohrkapsel durch perilymphatisches Gewebe verbunden zu sein, in das der perilymphatische Raum nicht hineinreicht. An der oberen Sacculusabtheilung dehnt sich aber das *Spatium sacculare* auch nach vorn hin sehr beträchtlich aus: von dem grossen unteren Raumabschnitt geht eine weite röhrenförmige Fortsetzung (*Pars communicans*) an der oberen Sacculusabtheilung nach aufwärts und vorn (Fig. 161) und lagert sich dorsal von dem vorderen Theil derselben als *Pars superior* des *Spatium sacculare* in den Winkel, den der Sacculus und der Utriculus mit einander bilden (Fig. 160). Auch der vordere Zipfel der oberen Sacculusabtheilung wird noch von einem vorderen Zipfel dieses oberen Abschnittes des *Spatium sacculare* be-

deckt: der letztere liegt über dem Sacculuszipfel, ragt aber über denselben zu beiden Seiten und vorn heraus und kommt so auch bis auf den *Recessus utriculi* zu liegen (Fig. 159).

Von den beiden oben genannten Fortsetzungen des *Spatium sacculare* geht der durch Retzius entdeckte *Ductus fenestrae vestibuli* von der grossen unteren hinteren Abtheilung aus. Bei jungen Thieren ist er kaum abgesetzt, da die Ohrkapsel noch viel kleiner und die Abtrennung der *Fossa fenestrae vestibuli* auch nicht vollständig ist. Beim erwachsenen Thiere besitzt er grössere Selbständigkeit; er geht vom lateralen Umfang des *Spatium sacculare* als röhrenförmige Fortsetzung aus, die lateralwärts durch die *Fenestrae vestibuli* hindurch — und nach vorn in die *Fossa fenestrae vestibuli* hineintritt. In dieser erweitert sich der Gang zu einem *Saccus fenestrae vestibuli*, der allseitig blind geschlossen ist, und dem am lateralen Umfang das verbreiterte mediale knorplige Ende des Plectrums anliegt. Das Operculum deckt den Anfang des *Ductus fenestrae vestibuli* von aussen (Fig. 166).

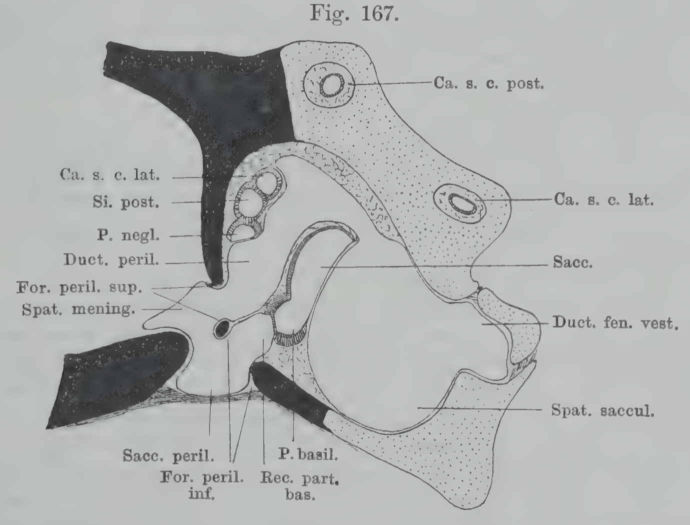
Der zweite Gang, der von Hasse entdeckte röhrenförmige *Ductus perilymphaticus*, geht vom oberen Theil des *Spatium sacculare* aus nach hinten. Er liegt dabei zunächst dorsal von dem Endstück des lateralen Bogenganges, in dem Winkel zwischen diesem und dem *Sinus superior*, und wendet sich dann am lateralen Umfang des *Crus simplex canalis lateralis* ventralwärts, um im Bogen zur medialen Ohrkapselwand zu verlaufen (Figg. 161, 162, 163). Dabei tritt er zwischen dem *Crus simplex canalis lateralis* und dem hinteren Theil der *Pars neglecta* einerseits (medial) und dem hintersten Abschnitt der oberen Sacculusabtheilung und der *Pars basilaris* andererseits (lateral) hindurch und biegt am ventralen Umfang der *Pars neglecta* medialwärts um, gegen das *Foramen perilymphaticum superius* der Ohrkapsel hin. Dabei bestreicht er hinter der *Pars neglecta* auch noch den ventralen Umfang des *Sinus posterior utriculi*. Durch das genannte Foramen tritt er hindurch in das *Cavum cranii* und geht hier in das *Spatium meningeale* (H. Sp. Harrison) über (Figg. 163, 164; Schema Fig. 167). Die laterale und die ventrale Wand der hinteren Abtheilung der *Pars neglecta*, an denen der *Ductus perilymphaticus* vorbeistreicht, sind sehr dünn und vereinen sich mit dem Endothel der Ductuswand zu einer sehr dünnen Lamelle; die Wände der übrigen Labyrinththeile, an denen der Ductus vorbeizieht, sind dick. Einen besonderen *Recessus partis neglectae*, wie Harrison ihn beschreibt,

finde ich nicht; meist buchtet sich sogar die lateral-ventrale Wand der *Pars neglecta* in den Raum des *Ductus perilymphaticus* etwas vor.

Auch mit dem *R. posterior* des *N. acusticus* kommt der *Ductus perilymphaticus* in enge Berührung. Indem er unter dem hinteren Zipfel der *Pars neglecta* hinwegtritt, liegt er in der nach hinten offenen Gabel, die durch den *Ramulus neglectus* und die nach hinten aussen weiterziehende Fortsetzung des *R. posterior N. VIII* gebildet wird: er bespült den lateral-caudalen und den ventralen Umfang des *Ramulus neglectus*, sowie den dorsalen Umfang des übrigen Theiles des *R. posterior* (Figg. 162, 163; die betreffenden Nerven sind hier dargestellt, aber nicht bezeichnet. In Fig. 154 hat man sich, um sich den Verlauf des *Ductus perilymphaticus* richtig vorzustellen, den hinteren Theil der *Pars neglecta* nach oben und hinten gehoben zu denken, so dass er dem *Sinus posterior* anliegt und den *Ramulus neglectus* medial bedeckt. Dann würde der *Ductus perilymphaticus* unter diesem Zipfel hinweg durch die Nervengabel verlaufen). Vor dem Austritt aus der Ohrkapsel liegt der Ductus hinter dem *Ramulus lagenae*; er kommt ausserdem in enge Berührung mit dem *Recessus partis basilaris*, der vom *Saccus perilymphaticus* ausgeht, bleibt aber von demselben getrennt. Nur die beiderseitigen Wände legen sich an einander an (Fig. 163).

Das *Spatium meningeale* dehnt sich am Boden der Schädelhöhle, in dem Winkel zwischen der Basis und der medialen Ohrkapsel-

Fig. 167.



Schema der Anordnung des Cavum perilymphaticum, aus mehreren Schnitten combinirt. Nach Art der von Villy und Harrison gegebenen Schemen, aber in den Grössenverhältnissen des erwachsenen Thieres. Knochen (Occipitale laterale) schwarz, Knorpel punktirt.

wand, nach vorn und hinten aus und liegt dabei innerhalb der von mir als *Dura mater* aufgefassten Haut, also in einem *Spatium interdurale.* Caudal geht es in einen *Ductus reuniens* (Harrison) über, der durch das *Foramen jugulare* aus der Schädelhöhle heraustritt und an der Schädelbasis zu einem vor dem Austritt der Glossopharyn-

geus-Vagusgruppe gelegenen *Saccus perilymphaticus* anschwillt Der *Saccus perilymphaticus* endlich dehnt sich nicht nur im Bereich des *Foramen jugulare* aus, sondern sendet auch eine weite Fortsetzung dorsalwärts durch das grosse am Ohrkapselboden gelegene *Foramen perilymphaticum inferius* hindurch in die Ohrkapsel. Hier legt sie sich als *Recessus partis basilaris* der verdünnten Wandpartie am medialen Umfang der *Pars basilaris* eng an und bildet mit dieser zusammen die *Membrana basilaris* (Figg. 163, 166, 167).

Die ventrale Wand des *Saccus perilymphaticus*, der im Gebiet des *Foramen jugulare* liegt, legt sich gegen eine feste Membran, die am Ausgang des *Foramen jugulare* an dessen Rändern befestigt ist und hier in das Periost des *Occipitale laterale* übergeht (Fig. 164, 165, 167). Sie ist leicht zu präpariren, rundlich, von schwärzlicher Farbe, ventralwärts vorgebaucht, vom *M. levator scapulae inferior* bedeckt, lateral vom *M. intertransversarius capitis inferior* berührt. An ihrem hinteren Rande treten die Aeste der Glossopharyngeus-Vagusgruppe hervor.

Diese Membran gleicht somit einer *Membrana tympani secundaria*, doch ist zu beachten 1. dass sie ihrer Lage nach nicht völlig der gleichnamigen Membran der Amnioten entspricht (die sich übrigens auch an nicht ganz gleichwerthigen Stellen bilden kann), und 2. dass die Schleimhaut der Paukenhöhle sich nicht bis zu ihr ausdehnt.

Der *Recessus partis basilaris* legt sich innerhalb der Ohrkapsel mit seiner medialen Wand eng an die des *Ductus perilymphaticus* an, ohne dass aber Communication beider Räume an dieser Stelle bestünde (Fig. 166).

Diese letztere Thatsache ist bei den älteren Untersuchungsmethoden unerkannt geblieben. Der Erste, der die Lymphbahnen des inneren Ohres durch die ganze Wirbelthierreihe hindurch verfolgte, war C. Hasse (1873). Derselbe fand beim Frosch den *Ductus* und den *Saccus perilymphaticus* („*Aquaeductus cochleae*“), ferner die beiden Oeffnungen, die aus der Ohrkapsel in den Bereich des *Foramen jugulare* führen („getheiltes *Foramen rotundum*“) und Abflussbahnen des *Cavum perilymphaticum* nach aussen leiten, endlich den Zusammenhang des *Saccus perilymphaticus* mit intracranialen Räumen. Das Verhalten der perilymphatischen Räume und Gänge innerhalb der Ohrkapsel ist jedoch von Hasse nicht ganz zutreffend erkannt worden. Auch die Darstellung von Retzius lässt hier Fehler bestehen; im Uebrigen entdeckte Retzius den *Ductus fenestrae vestibuli*. F. Villy (1890) hat wohl zuerst durch Untersuchung von Serienschnitten eine genauere Vorstellung der fraglichen Verhältnisse erlangt. Er betont die selbstständige Wandung, die das ganze Raumsystem im Innern der Ohrkapsel besitzt, und schildert richtig, wie der *Ductus perilymphaticus* durch die Schädelhöhle hindurch in den *Saccus perilymphaticus* übergeht, und dann erst von diesem aus eine Fortsetzung an die *Pars basilaris* geht (diese ist allerdings irrthümlicher Weise als

Lagena aufgefasst). H. Sp. Harrison hat dann auf meine Veranlassung die Verhältnisse aufs Neue untersucht und dabei wesentlich die oben mitgetheilten Thatsachen gefunden, die ich im Uebrigen auf Grund eigener Untersuchungen geschildert habe. In der Bezeichnung der einzelnen Theile habe ich mich der von Harrison gebrauchten Nomenclatur angeschlossen. Harrison hat auch die sehr interessanten Veränderungen beschrieben, die die Anordnung der perilymphatischen Räume, speciell des *Recessus partis basilaris*, *Saccus perilymphaticus*, *Ductus reuniens* und *Spatium meningeale* während der Larvenzeit bei mehreren Anuren erleidet, und durch die ein Licht auf die vielfach anderen Verhältnisse bei den Urodelen fällt. Der *Recessus partis basilaris*, der bei Urodelen nur einen Blindsack des *Ductus perilymphaticus* innerhalb der Ohrkapsel darstellt, wird bei Anuren selbstständiger und bleibt mit dem Ductus nur durch einen engeren *Ductus reuniens* verbunden. Dieser liegt auch bei Anurenlarven noch innerhalb der Ohrkapsel und wird erst bei der Metamorphose durch Resorption und Neubildung von Knorpelspangen aus dieser herausgedrängt und in seine definitive Lage gebracht. Das *Foramen perilymphaticum inferius* ist eine Neuerwerbung der Anuren, entstanden zu denken durch Erweiterung des *Recessus partis basilaris* vom Innenraum der Ohrkapsel her und Ausstülpung aus demselben zum *Saccus perilymphaticus*. (Genaueres s. bei Harrison.)

Was das *Spatium meningeale* anlangt, so ist sein Verhalten zu den Hirnhüllen das gleiche, wie das des *Ductus endolymphaticus*: es liegt zwischen zwei Blättern, die ich als parietales und neurales Blatt der Dura auffasse (Theil II, S. 124), in einem *Spatium interdurale perilymphaticum* (O'Neil, 1898). Dass die von mir mit besonderer Reserve vertretene Auffassung der Hirnhüllen möglicher Weise einer Aenderung bedarf, wurde schon bemerkt (s. die Arbeiten von G. Sterzi).

Eine wichtige Frage, die auf's Neue untersucht werden sollte, ist die nach den Abflusswegen des *Cavum perilymphaticum*. Hasse und Retzius konnten bei Injection des *Cavum perilymphaticum* von der Ohrkapsel aus die Flüssigkeit in die Schädelhöhle eintreten sehen; ja Hasse vermochte sogar von hier aus die Lymphsäcke unter der Haut und in der Bauchhöhle zu füllen. Die genaueren Wege verdienten wohl besonders festgestellt zu werden. Einen Uebergang des *Cavum perilymphaticum* in das perilymphatische Gewebe habe ich nirgends gefunden; ich halte, wie Harrison, das perilymphatische Raumsystem innerhalb der Ohrkapsel für geschlossen. Auch eine weite Communication, etwa mit einem der grossen Lymphräume der Schädelhöhle, ist mir sehr unwahrscheinlich, schon auf Grund der Ueberlegung, dass bei einem zu leichten Ausweichen der Perilymphe in ein anderes ausgedehntes Raumgebiet eine Uebertragung von Wellenbewegungen der Perilymphe auf die Wände des Labyrinthes weniger sicher erfolgen könnte, als innerhalb eines geschlossenen Raumes. Hasse erwähnt einen peripheren Lymphgang, der vom *Saccus perilymphaticus* abgeht; genauer verfolgt wurde derselbe bisher nicht.

Was nun endlich die Uebertragung von Wellenbewegungen aus dem *Cavum perilymphaticum* auf die einzelnen Theile des Labyrinthes im Speciellen anlangt, so wird eine solche offenbar nur dort erfolgen können, wo sich das *Cavum perilymphaticum* an dünne Labyrinthwände (*Areae tympanales*, Harrison) anlegt. Harrison kommt auf Grund dieser Ueberlegung dazu, drei Stellen anzunehmen, an denen eine Uebertragung der erwähnten Art stattfindet: am Sacculus, an der *Pars neglecta* und an der *Pars basilaris* (Fig. 167).

Dem kann ich mich nicht ganz ohne Weiteres anschliessen.

Als sicher kann gelten, dass Schwingungen aus dem *Spatium sacculare* sich auf die Endolymphe des Sacculus fortsetzen werden, dessen dünne laterale Wand in weiter Ausdehnung von dem *Cavum perilymphaticum* bespült wird. Die Möglichkeit, dass diese Wellenbewegungen sich durch den *Ductus perilymphaticus* auch auf die *Pars neglecta* und die *Pars basilaris* fortpflanzen, kann natürlich nicht bestritten werden; berücksichtigt man jedoch den grossen Umweg, den die Wellenbewegungen bis dahin zu machen hätten, so kann es doch fraglich erscheinen, ob die Dinge sich wirklich so abspielen. Ein viel directerer Weg für die Fortpflanzung der Wellen ist gegeben in den weiten Aperturen, durch die jene Theile mit dem Sacculus communiciren. Dass Endolymphwellen, die im Sacculus von der lateralen Wand aus erzeugt werden, sich in die Lagena, die *Pars neglecta* und die *Pars basilaris* hinein fortsetzen, ist wohl unabweisbar. Bedenkt man aber dann, dass die *Pars basilaris* und die *Pars neglecta* klein und ihre Wände im Allgemeinen ganz besonders starr und unnachgiebig sind, auch ein schützender Otolith fehlt, so ist es wohl näherliegend, die dünnen Wandpartieen jener Theile anders aufzufassen: als nachgiebige, zum Ausweichen befähigte Stellen. Für die *Pars basilaris* wird das aus dem Schema Fig. 167 sehr leicht verständlich, und doch giebt das Schema noch vereinfachte Verhältnisse, denn thatsächlich geht die Richtung der Röhre, die von der unteren zur oberen Abtheilung des *Spatium sacculare* führt, von ventral und hinten nach dorsal und vorn, der *Ductus perilymphaticus* geht aber dann aus der oberen Abtheilung des *Spatium sacculare* direct nach hinten, bildet also mit jener Verbindungsröhre, in der natürlich die Perilymphwellen nach vorn-oben verlaufen werden, einen spitzen Winkel (Figg. 162, 161, 160; zwischen Fig. 162 und Fig. 161 liegt der Abgang der Verbindungsröhre, *Pars communicans*, vom unteren Theil des *Spatium sacculare*). Ausser diesem ersten Winkel bildet aber der *Ductus perilymphaticus* noch mehrere andere, um endlich bis zur *Pars basilaris* zu gelangen, ja, dieser Weg ist so complicirt, dass es viel eher scheint, als ob durch ihn die directe Zuleitung von Perilymphwellen zum *Recessus basilaris* ganz besonders erschwert werden soll. Um so leichter wird dann die *Membrana basilaris* den Wellen nachgeben können, die in der Endolymphe der *Pars basilaris* vom Sacculus aus erzeugt werden. Mir scheint diese Auffassung plausibler als die von Harrison vertretene.

B. Die Ohrkapsel (*Capsula auditiva*) oder das knöcherne Labyrinth (*Labyrinthus osseus*).

B. Die Ohrkapsel (*Capsula auditiva*) oder das knöcherne Labyrinth (*Labyrinthus osseus*).

Das häutige Labyrinth ist eingelagert in das knöcherne Labyrinth oder die Ohrkapsel, an deren Zusammensetzung sich das *Occipitale laterale*, das *Prooticum* und, wenigstens bei nicht zu alten Thieren, die *Cartilago prootico-occipitalis*, d. h. ein knorplig bleibender Theil des Primordialcraniums, betheiligen. Das *Occipitale laterale* bildet den kleineren hinteren, das Prooticum den grösseren vorderen Theil der Kapsel, der Prootico-Occipitalknorpel trennt die beiden Knochen wie ein gürtelförmig angeordnetes breites Knorpelband. Ueberlagert wird die Ohrkapsel streckenweise vom Frontoparietale, Tympanicum und Parasphenoid.

Da die Skelettheile, die die Ohrkapsel zusammensetzen, im Einzelnen schon im ersten Theil geschildert wurden, so kann ich mich hier mit einer Gesammtdarstellung der ganzen Kapsel, unter Rücksichtnahme auf die Beziehungen zum häutigen Labyrinth, begnügen.

Die *Cartilago prootico-occipitalis*, deren Anordnung im ersten Theil geschildert wurde, verknöchert bei sehr alten Thieren, so dass dann die ganze Ohrkapsel ein knöchernes Continuum bildet. Die Verknöcherung erfolgt früher bei Landfröschen als bei Wasserfröschen, was dem früheren Stillstand des Wachsthums bei den Landfröschen entprechen würde. Der laterale Theil der Prootico-Occipital-Synchondrose scheint länger knorplig zu bleiben als der mediale; im Uebrigen findet man gelegentlich den Knorpel an der äusseren Oberfläche der Synchondrose noch erhalten, während nach dem Lumen der Ohrkapsel hin bereits Verknöcherung eingetreten ist. Im Nachfolgenden gehe ich von einem Zustande aus, wo die Synchondrose noch durchweg knorplig ist.

Die Ohrkapsel liegt seitlich vom hinteren Theil der Schädelhöhle zwischen dem *Foramen prooticum* (Nn. V, VI, VII) und dem *Foramen jugulare* (Nn. IX, X). Ihre mediale Wand bildet in der Hauptsache die laterale Schädelhöhlenwand in der Labyrinthgegend; nur die hintere Kuppel der Kapsel wird von der Begrenzung der Schädelhöhle ausgeschlossen. Die drei Componenten, die die Ohrkapsel aufbauen, gehören, dem Gesagten entsprechend, der Ohrkapsel auch nicht allein an, sondern dehnen sich an den Boden und das Dach der Schädelhöhle, sowie in die Occipital- und die Orbitalregion hinein aus: von einer völlig isolirbaren Kapsel ist somit keine Rede.

Die Ohrkapsel dient endlich noch zur Anlagerung des Palatoquadratums, des Zungenbeinknorpels und des *Annulus tympancius*. Der *Processus basalis* des Palatoquadratums lagert sich ihrer Vorderfläche an; das obere Ende des Palatoquadratums verschmilzt ebenso wie der *Annulus tympanicus* mit der *Crista parotica*, in die sich das Ohrkapseldach fortsetzt; das *Cornu principale* des Zungenbeines befestigt sich vorn am ventral-lateralen Umfang der Kapsel.

Die Gestalt der Ohrkapsel im ausgebildeten Zustande ist nicht leicht zu beschreiben. Hasse (1871) führt sie auf die einer unregelmässigen, abgestutzten, vierseitigen Pyramide zurück, deren Basis nach oben und etwas nach aussen, deren Spitze im Wesentlichen nach unten gerichtet ist, mit einer äusseren, oberen, vorderen, hinteren und inneren Fläche, — setzt jedoch hinzu, dass die Pyramidenform bei den Batrachiern nicht so deutlich zu Tage tritt, wie bei den Schildkröten.

Ich glaube, dass man am schnellsten eine in der Hauptsache richtige Vorstellung von der Form und Einrichtung der Kapsel erhält,

wenn man von vornherein zwei Theile, eine *Pars superior* und eine *Pars inferior*, an ihr unterscheidet. Die *Pars superior* ist der grössere Theil; die *Pars inferior* erscheint wie ein kleinerer Unterbau unter ihr. Beide Theile fallen nicht genau mit der *Pars superior* und der *Pars inferior* des häutigen Labyrinthes zusammen.

Die Grenzen beider Theile sind an der ausgebildeten Ohrkapsel gut erkennbar. Es ladet nämlich der obere Theil nach hinten, lateral und vorn mit einem vorspringenden Kamm über den kleineren ventralen Unterbau aus, und ganz besonders springt nach lateral hin dieser Kamm sehr beträchtlich vor. Allerdings ist er nicht durchweg mehr ein integrirender Bestandtheil der eigentlichen Kapsel, sondern stellt in seiner lateralen Hälfte eine solide Platte oder Leiste dar, die *Crista parotica*, die in der Flucht des Ohrkapseldaches gesimsartig sich nach aussen hin weit ausdehnt und ein Dach der Paukenhöhle bildet. Durch sie erfährt die äussere Form der Ohrkapsel die wesentlichste Störung, und bei der Betrachtung von der Dorsalseite her scheint dadurch die obere Ohrkapselabtheilung eine Ausdehnung zu besitzen, die ihr thatsächlich nicht in diesem Maasse zukommt.

Der ideale Querschnitt durch die Mitte der *Pars superior* ist dreiseitig: die mediale, etwa vertical stehende Seite entspricht der medialen Ohrkapselwand fast in der ganzen Höhe derselben (nach unten bis zu der Linie, in der die *Foramina acustica* liegen); die Basis, die ein wenig nach aussen aufsteigt, entspricht in der Hauptsache der weiten Communication mit der *Pars inferior*; die dritte Seite ist die schräg gelagerte nach aussen beträchtlich abfallende Decke, die sich lateralwärts in die horizontal gelagerte, platte, solide *Crista parotica* fortsetzt. Würde die medial-dorsale Kante der Kapsel in ganzer Länge horizontal verlaufen, so würde sich als vorderer und hinterer Abschluss des oberen Kapselabschnittes eine dreieckige Fläche von der Form des eben geschilderten Querschnittes ergeben; die mediale Kante fällt aber nach vorn und hinten ab, und so werden die beiden Schlussflächen niedriger, zudem sind sie abgerundet nnd dadurch kuppelförmig: vordere und hintere Ohrkapselkuppel. Beide Kuppeln werden durch die laterale Kante mit einander verbunden.

Das Dach der Ohrkapsel ist, wie schon erwähnt wurde, stark von oben und innen nach unten und aussen geneigt, ausserdem aber noch in seiner Mitte dellenförmig eingedrückt. Wäre ihm lateral nicht noch die *Crista parotica* angefügt, so würde seine Form etwa die eines rechtwinkligen Dreiecks mit lateral gelagerter, stark gekrümmter Hypo-

thenuse sein; diese Hypothenuse ist jedoch aus dem erwähnten Grunde nicht in ganzer Ausdehnung sichtbar. Die beiden Katheten werden durch zwei Wülste, die *Prominentia semicircularis anterior* und die *Prominentia semicircularis posterior*, gebildet, die die beiden Hälften der medialen Begrenzungskante des Ohrkapseldaches (gegen die mediale Wand) bilden. Der etwas abgerundete rechte Winkel, der zugleich der höchsten Erhebung der medialen Dachkante der Ohrkapsel entspricht, liegt nicht genau in der Mitte der Länge der Kante, sondern etwas hinter derselben: er deutet die Stelle an, wo im Innern der *Recessus superior* des *Cavum vestibulare* mit dem *Sinus superior utriculi* liegt. Die beiden von hier aus abgehenden *Prominentiae semicirculares* bilden mit der Medianlinie einen Winkel von etwa 45°. Die längere *Prominentia semicircularis anterior* verläuft von hinten und medial nach vorn und lateral, zugleich etwas nach vorn abfallend: sie giebt die Richtung des *Cavum semicirculare anterius* resp. des gleichnamigen häutigen Bogenganges an. Vorn läuft sie in die sehr flache vordere Kuppel aus. Dieser vordere Bogengangswulst ist weniger deutlich als der hintere, weil sich auf seinen medialen Abhang das Frontoparietale heraufschiebt. Als viel dickerer Wulst springt die *Prominentia semicircularis posterior* vor, die das *Cavum semicirculare posterius* enthält. Sie verläuft schräg von vorn innen nach hinten aussen, zugleich in dieser Richtung absteigend. Hinten schliesst sie mit der besonders stark vorspringenden hinteren Ohrkapselkuppel ab.

Am Zusammenstoss der vorderen und der hinteren *Prominentia semicircularis* ist das Ohrkapseldach knorplig; der Knorpel setzt sich von hier eine Strecke weit auf die *Prominentia anterior* fort, vor Allem aber dehnt er sich nach rück- und lateralwärts aus und bildet die hintere Prominenz sowie noch ein angrenzendes Stück des Ohrkapseldaches. Von der hinteren Kuppel geht er theils auf die Seitenwand der *Pars inferior*, theils auf die *Prominentia lateralis* und auf den hinteren Rand der *Crista parotica* über. Der grösste Theil des Daches gehört somit dem Prooticum an; andererseits ist die hintere Bogengangprominenz die Stelle, von der aus eine Eröffnung des Labyrinthes sehr leicht ist.

Die laterale Begrenzung des eigentlichen Ohrkapseldaches ist nur hinten deutlich und hier durch einen horizontalen caudalwärts vorspringenden Wulst gebildet, der von der hinteren Kuppel seinen Anfang nimmt: *Prominentia semicircularis lateralis* mit dem hinteren Theil des lateralen Bogenganges im Innern. Nach vorn hin geht diese Prominentia in die *Crista parotica* über. Der weitere Verlauf des *Canalis semicircularis lateralis* und damit der lateralen Grenze

des eigentlichen Ohrkapseldaches ist äusserlich nicht erkennbar, lässt sich aber ungefähr bestimmen, wenn man die *Prominentia semicircularis lateralis* sich bis an das untere Ende der vorderen Kuppel in einem nach aussen convexen Bogen fortgesetzt denkt. Der vorderste Theil kann sich am medialen Theil des Vorderrandes der *Crista parotica* als flacher Wulst bemerkbar machen, besonders aber ist an der Ventralfläche der *Crista parotica* der Verlauf des lateralen Bogenganges erkennbar.

Die *Crista parotica* selbst ist, wie schon gesagt wurde, eine in dorso-ventraler Richtung nicht sehr dicke Platte, die der vorderen Hälfte des Ohrkapseldaches lateral ansitzt. Ihr Vorderrand entspricht fast dem Vorderrand des Ohrkapseldaches; ihr Hinterrand würde, medialwärts verlängert, die mediale Ohrkapselkante am vorderen Ende der *Prominentia semicircularis posterior* treffen.

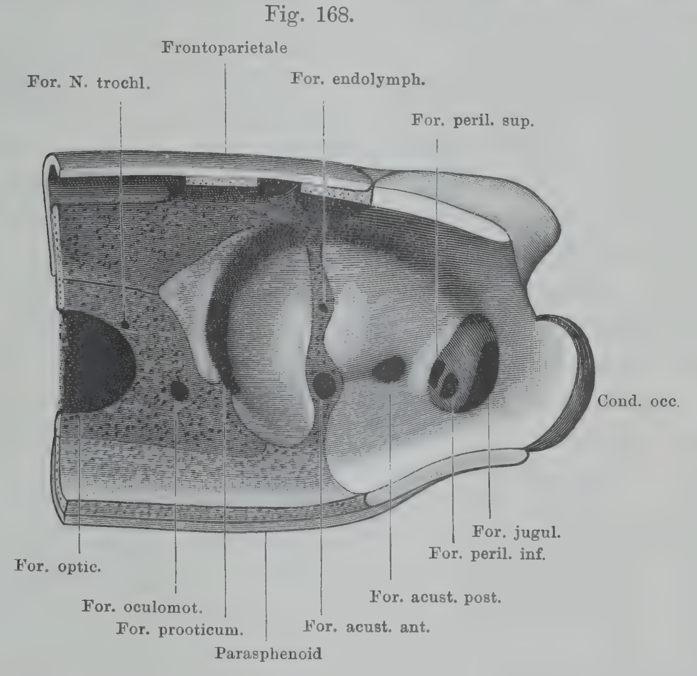
Die *Crista parotica* ist zum grössten Theil knorplig, gehört also wesentlich zur *Cartilago prootico-occipitalis*. Knorplig ist ihr ganzer hinterer Rand und ausserdem ihr ganzer grösserer lateraler Abschnitt. Somit setzt sich das Prooticum nur von medial und vorn her eine Strecke weit in sie fort. Von dem Knorpel liegt aber nur ein schmaler hinterer Rand frei zu Tage; der grössere vordere Abschnitt wird von dem hinteren Arm des *Os tympanicum* bedeckt. Die Ventralfläche des Knorpels wird von keinem Deckknochen bedeckt. Mit der lateral-vorderen Ecke der Crista ist das obere Ende des Quadratknorpels continuirlich verschmolzen; hinter dem Winkel, den der Längsarm und der hintere Querarm des Tympanicum mit einander bilden, legt sich der *Annulus tympanicus* eng an die *Crista parotica* an und ist bei jüngeren Thieren ebenfalls continuirlich knorplig mit ihr verschmolzen, bei alten Thieren nur bindegewebig verbunden. Endlich geht in die Unterfläche der Crista der *Processus ascendens plectri* continuirlich knorplig über.

Die mediale Wand der Ohrkapsel steht im Wesentlichen vertical und sagittal, ist aber in zwei auf einander senkrechten Richtungen medialwärts convex gekrümmt: in der longitudinalen und in der verticalen Richtung. Die Krümmung in der longitudinalen bringt es mit sich, dass man zwei Gebiete der medialen Wand unterscheiden kann: ein sehr ausgedehntes vorderes, das zugleich die laterale Wand des *Cavum cranii* bildet, und ein kleines hinteres, das sich an der Begrenzung des *Cavum cranii* nicht mehr betheiligt, sondern lateralwärts zurückweicht (Fig. 168). Von der Begrenzung des *Cavum cranii* wird es ausgeschlossen durch die *Pars cranialis* des *Occipitale laterale*, die hier in Form einer vom *Condylus occipitalis* aus aufsteigenden Leiste der medialen Ohrkapselwand (der *Pars labyrinthica* des *Occipitale laterale*) ansitzt.

Auch die mediale Ohrkapselwand wird von allen drei in Betracht kommenden Componenten gebildet: die hintere Hälfte vom *Occipitale laterale*, die vordere vom Prooticum; eine mittlere, von oben nach unten verlaufende Zone von der *Cartilago prootico-occipitalis.*

Die mediale Ohrkapselwand ist die, in der sich die meisten Foramina finden. Es sind im ganzen vier (Fig. 168). Eins derselben liegt für sich, isolirt, in der oberen Hälfte der *Cartilago prootico-occipitalis*: es ist das kleine *Foramen endolymphaticum* für den *Ductus endolymphaticus.* Seine Ebene blickt nicht genau medialwärts, sondern auch etwas ventralwärts. Die drei anderen liegen in einer Horizontallinie hinter einander, nahe dem Boden. Das vorderste, kleinste von ihnen liegt in der *Cartilago prootico-occipitalis,* es ist das *Foramen*

Fig. 168.



Mediale Wand der rechten Ohrkapsel von Rana esculenta, von der Schädelhöhle aus.

acusticum anterius (für den *R. anterior* des *N. VIII*); in einiger Entfernung hinter ihm liegt, durchaus im *Occipitale laterale*, das grössere *Foramen acusticum posterius* (für den *R. posterior* des *N. VIII*). Wieder in einiger Entfernung weiter hinten, schon zum Theil gegen das *Foramen jugulare* hinblickend, liegt das *Foramen perilymphaticum superius* (für den *Ductus perilymphaticus*). Bei jüngeren Thieren liegt es relativ weiter vorn, führt also aus der Ohr-

kapsel in die Schädelhöhle vor dem *Foramen jugulare*; bei älteren verschiebt es sich nach hinten hin und blickt dann direct gegen das *Foramen jugulare* (Gaupp, 1893).

Die Reihe dieser drei Foramina wird nach hinten fortgesetzt durch das grosse *Foramen perilymphaticum inferius* (für den *Recessus partis basilaris*), das auch in das Gebiet des *Foramen jugulare* blickt, aber ventralwärts verschoben ist und eigentlich im Boden der Ohrkapsel liegt. Es wird beim erwachsenen Thier nur durch eine sehr dünne Knochenbrücke vom *Foramen perilymphaticum superius* getrennt.

Der vordere Theil der medialen Ohrkapselwand weicht auch stark lateralwärts zurück und blickt somit mit seiner cerebralen Fläche nicht bloss medial, sondern auch nach vorn. So hilft er den Recessus des *Cavum cranii* begrenzen, in dem das grosse *Ganglion prooticum* liegt. Nur ein ganz flacher Theil der vorderen Ohrkapselkuppel springt frei über die *Pars cranialis* des Prooticums nach vorn vor. Der hintere Theil begrenzt dagegen, wie bemerkt, das *Cavum cranii* nicht mehr. Seine untere Hälfte blickt in das Gebiet des *Foramen jugulare*, seine obere liegt ganz ausserhalb der Schädelhöhle und dient zum Ansatz des *M. intertransversarius capitis superior* und der vordersten Partie des *M. longissimus dorsi.* Dieser Theil der medialen Ohrkapselwand bildet die mediale Begrenzung der hinteren Kuppel, in der der hintere Bogengang verläuft.

Der Boden der oberen Ohrkapselabtheilung wird in der Hauptsache durch die weite Communicationsöffnung mit der *Pars inferior* eingenommen; doch müssen zu ihm auch die Ventralfläche der *Crista parotica*, die ventrale Wand des lateralen Bogengangcavums und die ventrale Begrenzung der vorderen und der hinteren Kuppel gezählt werden. Die ventrale Wand des lateralen Bogengangcavums (*Cavum semicirculare laterale*) dient der Seitenwand der *Pars inferior* zur Befestigung; auch der obere Rand des Operculum und des Plectrum stossen an sie an.

Pars inferior der Ohrkapsel.

Die *Pars inferior* der Ohrkapsel stellt einen kleinen Unterbau unter der *Pars superior* dar, an dem man vier Wände unterscheiden kann: den Boden, die hintere, die laterale und die vordere Wand.

Der Boden der *Pars inferior* und damit der ganzen Ohrkapsel schliesst sich an den lateralen Rand der Schädelbasis an. Die Grenze gegen die letztere ist äusserlich nicht überall sichtbar, kann aber be-

stimmt werden durch die Verbindungslinie zwischen dem *Foramen prooticum* und dem *Foramen jugulare.* Er ist im Ganzen rechteckig gestaltet: die vordere und die hintere Begrenzungslinie, die vom *Foramen prooticum* und vom *Foramen jugulare* aus lateralwärts verlaufen, bilden die längeren Seiten des Rechtecks; die erwähnte Verbindungslinie bildet die mediale, der laterale Rand des Ohrkapselbodens die laterale Seite. Doch liegt nicht der ganze Boden in gleicher Flucht mit dem mittleren Theil der Schädelbasis, vielmehr steigt er mit seiner medialen Partie nach vorn gegen das *Foramen prooticum* und nach hinten gegen das *Foramen jugulare* auf, d. h. es liegt auf der Grenze gegen den mittleren Theil der Schädelbasis eine vordere und eine hintere Impression, und der zwischen beiden gelegene Bodentheil springt ventralwärts wie eine quere Erhebung vor, die medial schmal ist und sich lateralwärts verbreitert (Fig. 14 auf S. 33 des ersten Theiles). Dieser am tiefsten gelagerte mittlere Abschnitt des Bodens wird von der *Cartilago prootico-occipitalis* gebildet und ventral noch von dem Querarm des Parasphenoids überlagert; nur ein schmaler Streifen des Knorpels pflegt am Hinterrand des Parasphenoids unbedeckt zu sein. Hinten betheiligt sich noch das *Occipitale laterale* an der Zusammensetzung des Ohrkapselbodens, namentlich in seiner medialen Hälfte, vor dem *Foramen jugulare*; hier liegt, in das *Foramen jugulare* blickend, das schon erwähnte *Foramen perilymphaticum inferius.* Vorn wird der Boden in geringerem Umfange ergänzt durch das Prooticum, und zwar ebenfalls hauptsächlich medial, hinter dem *Foramen prooticum.*

Im vorderen lateralen Gebiet des Bodens, also an der *Cartilago prootico-occipitalis*, findet sich, an den lateralen Umfang heraufreichend, die Befestigungsstelle für das *Cornu principale* des Zungenbeins. Die Verbindung zwischen den beiden knorpligen Gebilden wird nur durch Bindegewebe hergestellt.

Die Hinterfläche der *Pars inferior* steht unterhalb der hinteren Ohrkapselkuppel quer-vertical; ihre Fläche blickt also nach hinten. Sie ist dreiseitig gestaltet, mit einem oberen quer verlaufenden Rande (Verbindung mit der *Pars superior*), einem unteren schräg lateralwärts absteigenden (Grenze gegen den Boden) und einem lateralen verticalen (Grenze gegen die Seitenwand). Letzterer besitzt einen flachen Einschnitt, der die hintere Umrandung der *Fenestra vestibuli* bilden hilft. Die geschilderte Hinterwand gehört ganz dem *Occipitale laterale* an.

Die Vorderfläche ist ähnlich gestaltet wie die Hinterfläche (also dreiseitig), nur nicht so scharf gegen den Boden abgesetzt. Man kann an ihr einen oberen und einen unteren Abschnitt unterscheiden: der untere stellt einen etwas vortretenden Höcker (*Protuberantia articularis*) mit planer nach vorn und etwas lateralwärts blickender Gelenkfläche (für den *Processus basalis* des *Palatoquadratum*) dar, der obere bildet eine Rinne zwischen diesem Höcker und dem Vorderrand der *Crista parotica* (s. Theil I, Figg. 16 und 19). In der Rinne zieht der *R. hyomandibularis* des Facialis nach hinten um die Ohrkapsel herum (Theil II, Fig. 40). Die Vorderfläche gehört in der Hauptsache dem Prooticum an, die *Cartilago prootico-occipitalis* bildet nur den lateralen Theil der *Protuberantia articularis* (die *Facies articularis* derselben besitzt natürlich einen continuirlichen Knorpelüberzug).

Die Seitenwand der *Pars inferior* endlich erhält eine ganz besonders wichtige Bedeutung dadurch, dass in ihr die *Fenestra vestibuli* liegt. Die Wand selbst ist fast durchweg knorplig (wofern die *Cartilago prootico-occipitalis* überhaupt noch vorhanden ist), wird nur vorn vom Prooticum ergänzt, steht vertical und sagittal, blickt also nach aussen und ist unter der *Crista parotica* versteckt. Im hintersten Theil der Seitenwand findet sich die ovale *Fenestra vestibuli*, deren hinterer Rand noch vom *Occipitale laterale* gebildet wird, und die nicht rein nach der Seite, sondern auch nicht unerheblich caudalwärts blickt. Nur ihr hinterer Umfang liegt an der Oberfläche der Ohrkapsel; der grössere vordere Abschnitt ihres Begrenzungsrandes liegt in grösserer Tiefe, im Grunde der *Fossa fenestrae vestibuli* (Retzius), d. h. einer Nische, die, wie schon im ersten Theil gesagt wurde, dadurch zu Stande kommt, dass der Boden der Ohrkapsel am unteren Rande der *Fenestra vestibuli* wie eine Plattform nach aussen vorspringt, und zwar auch in dem vor der Fenestra gelegenen Gebiet, so dass diese selbst im hinteren Abschnitt jener Nische liegt. Der laterale Rand des vorspringenden Bodentheiles krümmt sich etwas aufwärts (Fig. 18 a. S. 41 des ersten Theiles). Die Ausdehnung der *Fossa fenestrae vestibuli* nach vorn hin ist ziemlich beträchtlich; sie erstreckt sich über den ganzen knorpligen Theil der Seitenwand und schneidet sogar noch in den knöchernen ein. Zum Abschluss kommt sie vorn dadurch, dass der laterale und der vordere Rand des vorspringenden Bodentheiles sich an die Unterfläche der *Crista parotica* legen und mit dieser verschmelzen. Dies geschieht bereits im Bereich des Prooticum, so dass also der vordere blinde Abschluss der *Fossa*

fenestrae vestibuli knöchern umwandet ist, und zwar auch medial, denn auch die Wand, in der die *Fenestra vestibuli* selbst liegt, ist zwar vor der Fenestra knorplig (gehört also der *Cartilago prootico-occipitalis* an), ihr vorderster Theil aber fällt auch bereits in das Gebiet des Prooticums. Ein eigentlicher hinterer Abschluss der Grube besteht dagegen nicht, die Grube öffnet sich caudalwärts nach der Hinterwand der Ohrkapsel zu (Fig. 176).

Innenraum der Ohrkapsel.

Die Ohrkapsel umschliesst im Ganzen vier Räume: das *Cavum vestibulare commune* und drei *Cava semicircularia* (*C. s. anterius*, *posterius* und *laterale*). Die äusserlich erkennbare Unterscheidung einer *Pars superior* und einer *Pars inferior* kann auch im Innern erkannt werden: das *Cavum vestibulare commune* gehört mit seiner unteren Hälfte der *Pars inferior*, mit seiner oberen der *Pars superior* an, und die *Pars superior* umschliesst ausserdem noch die drei *Cava semicircularia*.

Die drei *Cava semicircularia* communiciren durch je zwei Ostia, ein vorderes und ein hinteres, mit der oberen Hälfte des *Cavum vestibulare*; in ihnen liegen die Mittelstücke der drei häutigen Bogengänge. Die Abtrennung der Bogengangräume von dem *Cavum vestibulare commune* wird bewirkt durch drei *Septa semicircularia*, platte und niedrige Scheidewände, die zwischen je zwei Wänden der oberen Ohrkapselabtheilung angebracht sind und mit je einem vorderen und einem hinteren freien Rande aufhören. Um die Platte herum schlingt sich der mittlere Theil des betreffenden Bogenganges; an den beiden freien Rändern des Septums tritt letzterer in das *Cavum vestibulare commune* ein.

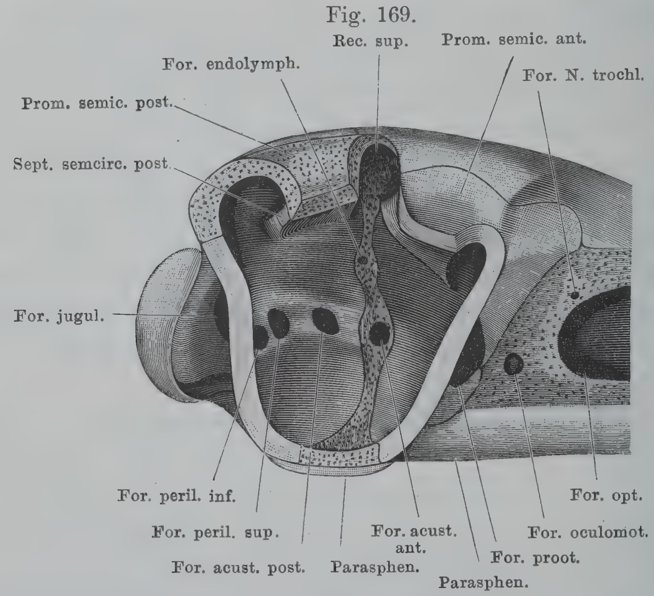
Die Lage und Anordnung der drei *Cava semicircularia* und ihrer Septa ergeben sich aus dem bekannten Verlauf der Bogengänge. Das *Septum semicirculare anterius* (Fig. 169) ist zwischen der medialen Wand und der Decke der Ohrkapsel ausgespannt; seine Befestigungslinie an der medialen Ohrkapselwand zieht etwas schräg von hinten-oben nach vorn-abwärts; die dem *Cavum vestibulare* zugekehrte Fläche blickt ventral- und etwas caudalwärts, die nach dem *Cavum semicirculare anterius* sehende demnach dorsal- und etwas vorwärts. Es gehört vorn dem Prooticum, hinten der *Cartilago prootico-occipitalis* an. Das *Cavum semicirculare anterius* markirt sich auf der Decke der Ohrkapsel durch die *Prominentia semicircularis anterior*;

der vordere Theil liegt im Prooticum, der hintere meist noch im Gebiet des Knorpels.

Das *Cavum semicirculare posterius* liegt im Innern der *Prominentia semicircularis posterior*; das entsprechende Septum (Fig. 169) ist kürzer als das vordere, aber wie dieses zwischen der medialen Wand und dem Dach der Ohrkapsel angebracht. Es ist im entgegengesetzten Sinne (als das vordere) schräg gestellt, d. h. seine Befestigungslinie an der medialen Wand zieht von vorn-oben nach hinten-unten. Seine mediale Hälfte gehört dem *Occipitale laterale* an, der laterale Theil ist knorplig und geht in die *Cartilago prootico-occipitalis* über, die auch das Dach, den lateralen und zum Theil auch noch den medialen Umfang des *Cavum semicirculare posterius* bildet. Doch wird die mediale Wand der hinteren Kuppel zum grössten Theil vom *Occipitale laterale* gebildet.

Das *Cavum semicirculare laterale* ist, wie oben geschildert, nur in seinem hinteren Abschnitt (als *Prominentia semicircularis lateralis*) äusserlich erkennbar, der grösste Theil seines Verlaufes macht

Fig. 169.



Innenraum der rechten Ohrkapsel von R. esculenta; mediale Hälfte von aussen. Knorpel punktirt. Zusammenhang des vorderen und hinteren Cavum semicirculare mit dem Cavum vesticulare commune. An den Septa semicircularia ist die Knorpel-Knochen-Grenze nicht dargestellt.

sich an der Dorsalfläche der Ohrkapsel nicht bemerkbar. Jene hinten vorspringende *Prominentia semicircularis lateralis* entspricht übrigens streng genommen schon dem Uebergang des *Cavum semicirculare*

laterale in das *Cavum vestibulare commune.* Das *Septum semicirculare laterale* steht vertical und wird zum grössten Theil durch den Knorpel der *Cartilago prootico-occipitalis* gebildet; doch dringen das *Occipitale laterale* von hinten her und das Prooticum von vorn her eine Strecke weit in das Septum vor. Auch die übrigen Wände des *Cavum semicirculare laterale* fallen zum grössten Theil in das Gebiet des Knorpels.

Am *Cavum vestibulare commune* (Fig. 169) sind eine *Pars superior* und eine *Pars inferior* zu unterscheiden, die aber weit in einander übergehen. Die Grenze wird gegeben durch eine schräg gelagerte Ebene, die an der medialen Ohrkapselwand durch die Linie der *Foramina acustica* und des *Foramen perilymphaticum superius* und lateral durch die untere Befestigungslinie des *Septum semicirculare laterale* bestimmt ist (Fig. 161 bis 163).

An der *Pars superior* des *Cavum vestibulare* sind der Hauptraum und drei kleine Recessus unterscheidbar. Der *Recessus superior* liegt an der medialen Ohrkapselwand zwischen dem hinteren Rande des *Septum semicirculare anterius* und dem vorderen Rande des *Septum semicirculare posterius*; er enthält den *Sinus superior utriculi.* Nach vorn führt das *Ostium posterius cavi semicircularis anterioris*, nach hinten das *Ostium anterius cavi semicircularis posterioris* in das entsprechende *Cavum semicirculare.* Die Ostia finden ihre ventrale Begrenzung durch die entsprechenden freien Ränder der Septa.

Ein *Recessus anterior* liegt vorn, ist flach und entspricht der auch äusserlich nur sehr wenig vortretenden Partie der vorderen Ohrkapselkuppel. In ihn mündet von oben das *Ostium anterius cavi semicircularis anterioris*; es liegt in ihm der vordere untere Theil des vorderen Bogenganges. Etwas tiefer ist der *Recessus posterior*, der der hinteren Kuppel entspricht und den unteren Theil des *Canalis posterior* beherbergt, der durch das *Ostium posterius cavi semicircularis posterioris* in ihn eintritt.

Der Hauptraum der *Pars superior* des *Cavum vestibulare* beherbergt die übrigen Theile des häutigen Labyrinthes, die oberhalb der beiden Acusticusäste liegen, also nicht nur den Utriculus, die drei Ampullen und das hintere Ende des *Canalis semicircularis lateralis*, sondern auch die *Pars neglecta* und den oberen Theil des Sacculus. Der Gesammtraum passt sich im Allgemeinen der Form des Gesammtinhaltes an; eine weitere Zerlegung in einzelne Theile ist gewöhnlich

nicht erkennbar. Das Missverhältniss in der Grösse zwischen der oberen Abtheilung des *Cavum vestibulare commune* und seinem Inhalt ist nicht so beträchtlich, wie das bei der unteren Abtheilung der Fall ist. An der medialen Wand der oberen Abtheilung findet sich das *Foramen endolymphaticum*; auf der Grenze der oberen und unteren Abtheilung liegen die *Foramina acustica* und das *Foramen perilymphaticum superius*. Bei Berücksichtigung der Lage der drei genannten Foramina ergiebt sich, dass die Ohrkapselwand, die bei Betrachtung von der Schädelhöhle aus als mediale erscheint, fast in ihrer ganzen Höhe der *Pars superior* des *Cavum vestibulare* angehört.

Die *Cartilago prootico-occipitalis* erscheint im oberen Theil des *Cavum vestibulare commune* zunächst als eine schmale mittlere Zone der medialen Wand (mit dem *Foramen acusticum anterius* und dem *Foramen endolymphaticum*), diese Zone bildet auch die mediale Wand des *Recessus superior;* von hier aus setzt sich der Knorpel an die Decke der Ohrkapsel, und zwar speciell nach hinten hin, fort. Er bildet also die Decke des *Recessus superior* und auch des hinteren Theiles des *Cavum vestibulare commune* selbst, ferner die Decke, den lateralen Umfang und auch einen Theil des medialen Umfangs des *Cavum semicirculare posterius* (die ganze *Prominentia semicircularis posterior*) nebst dem hinteren Umfang des *Recessus posterior*; auch das *Septum semicirculare posterius* ist zum grossen Theil knorplig (nur von medial her dringt das *Occipitale laterale* vor), so dass also der grösste Theil des *Cavum semicirculare posterius* knorplig umwandet ist. Die hintere mediale Wand der *Pars superior* des *Cavum vestibulare commune* ist knöchern. In das Gebiet des lateralen (breitesten) Theiles der *Cartilago prootico-occipitalis* fällt das *Cavum semicirculare laterale*, das gewöhnlich sogar allseitig knorplig umwandet ist. Auch auf das Gebiet des *Cavum semicirculare anterius* setzt sich der Knorpel von der Knorpelzone der medialen Wand mehr oder minder weit fort und bildet nicht nur die mediale, dorsale und laterale, sondern auch die ventrale Wand (also den hinteren Theil des *Septum semicirculare anterius*). Der vordere Abschluss der Ohrkapsel wird dann vom Prooticum gebildet, das ausserdem hauptsächlich am Dach des *Cavum vestibulare commune* sich ausbreitet.

Einfacher gestaltet als die *Pars superior* ist die *Pars inferior* des *Cavum vestibulare commune*. Sie bildet nur einen einheitlichen Raum von geringeren Dimensionen als die obere Hälfte. Von den Theilen des häutigen Labyrinthes liegen in ihr: die untere Sacculusabtheilung, die Lagena und die *Pars basilaris*; dazu kommt aber noch die untere sehr ausgedehnte Abtheilung des *Spatium sacculare cavi perilymphatici*. Die ganze Raumabtheilung liegt unterhalb des Niveaus der *Foramina acustica*; ihr Boden senkt sich von medial nach aussen sehr beträchtlich herab. (Aeusserlich kommt das darum nicht zum Ausdruck, weil der Knorpel auf der Grenze zwischen dem *Cavum cranii* und dem *Cavum labyrinthi* am dicksten ist und von hier aus nach aussen

wie nach innen hin sich verdünnt (Figg. 159 bis 163). Somit erscheint äusserlich der Boden des *Cavum cranii* und der Ohrkapsel, wenigstens in der Mitte derselben, horizontal, während im Inneren beide Bodentheile schief abfallen: der Ohrkapselboden lateralwärts, der Boden des *Cavum cranii* medialwärts). Im Ganzen genommen ist die *Pars inferior* des *Cavum vestibulare* eine Höhle, die auf dem verticalen Querschnitt dreiseitig erscheint: die obere Seite wird durch den weiten Uebergang in die *Pars superior* gebildet. Der Winkel, in dem der Boden in die laterale, etwa senkrecht stehende Wand übergeht, ist stark abgerundet. Als wichtigste Besonderheit besitzt diese Höhle an ihrer lateralen Wand die *Fenestra vestibuli*, der aussen die *Fossa fenestrae vestibuli* vorgelagert ist. Innen und hinten liegt am Boden des Raumes das *Foramen perilymphaticum inferius*, nur durch eine dünne Knochenspange vom *Foramen perilymphaticum superius* getrennt.

Die hintere Wand und die hintere Hälfte der medialen Wand wird vom *Occipitale laterale*, die vordere Wand und die vordere Hälfte der medialen wird vom Prooticum gebildet. Die *Cartilago prootico-occipitalis* setzt sich von der medialen Wand der *Pars superior* auf den Boden der *Pars inferior* fort und bildet hier eine lateralwärts verbreiterte Zone, sowie die ganze laterale Wand des Raumes.

Die beiden Skeletgebilde, die die *Columella auris* zusammensetzen (Operculum und Plectrum), werden bei den Gebilden des Mittelohres geschildert werden.

Umgebung der Ohrkapsel. Operationen.

Die Aussenfläche der Ohrkapsel dient mehreren Muskeln zur Befestigung und wird zum grossen Theil von solchen überlagert und bedeckt.

An der Dorsalfläche kommen in Betracht der *M. temporalis*, *M. depressor mandibulae* und *M. rhomboideus anterior*. Der *M. temporalis* (Theil I, Fig. 76) entspringt vom vorderen Abhang der *Prominentia semicircularis posterior* und einem kleinen angrenzenden Gebiet des Ohrkapseldaches und zieht dann nach vorn und etwas lateralwärts über das Ohrkapseldach, dem er somit in der Hauptsache nur lose aufliegt. Auch die *Prominentia semicircularis anterior* wird von ihm bedeckt. Der *M. depressor mandibulae* entspringt nicht von der Ohrkapsel selbst, liegt aber in ihrer Nachbarschaft (Theil I, Figg. 57 u. 75). Seine *Portio superior* entspringt von der *Fascia dorsalis*, die vorn in die obere Hälfte der *Fascia temporalis* übergeht, seine *Portio inferior* entspringt vom hinteren oberen Arm des Tympanicum und vom hinteren Theil des *Annulus tympanicus*. Der *M. rhomboideus anterior* (Theil I, Figg. 57 u. 60) endlich entspringt am hinteren Theil des Frontoparietale, an der *Fascia temporalis* und, mit seinen tiefsten Fasern, manchmal auch noch von der Kante der *Prominentia semicircularis posterior*. Er bedeckt den hinteren Theil des *M. temporalis* und die *Prominentia semicircularis posterior*. Unter seinem vorderen Rande macht sich die nach vorn ziehende *A. occipitalis* bemerkbar (Theil II, Figg. 88 u. 89).

An der Vorderfläche der Ohrkapsel liegt innen der *M. pterygoideus*, der vom Frontoparietale und vom Prooticum entspringt; vor dem grösseren lateralen Abschnitt der Vorderfläche zieht der *M. temporalis* herab, der Kapsel nur lose anliegend.

Am hinteren Umfang kommen eine ganze Anzahl von Muskeln in Betracht. Unter dem *Rhomboideus anterior* befestigt sich an der Kante der *Prominentia semicircularis posterior* und am hinteren Rand des Frontoparietale der vorderste Theil des *M. longissimus dorsi*, der dicht hinter dem lateralen Theil der genannten Prominentia von der *A. occipitalis* durchbohrt wird (Theil I, Fig. 63). Ihm schliesst sich in der Tiefe der *M. intercruralis primus* an, der dicht über dem *Foramen occipitale magnum* seitlich von der Mittellinie am *Occipitale laterale* inserirt. Lateral von ihm und zum Theil durch ihn bedeckt inserirt am medialen Umfang der hinteren Ohrkapselkuppel der *M. intertransversarius capitis superior* (Theil I, Fig. 63). Weiter aussen kommt dann zunächst der *M. trapezius* (*cucullaris*) in Betracht, der von der lateral-hinteren Ecke der *Crista parotica* aus nach abwärts zieht, sowie die *Mm. petrohyoidei*, die rostral-medial vom Trapezius an der Unterfläche der knorpligen *Crista parotica* entspringen. Endlich entspringt ganz in der Tiefe an der Hinterwand der unteren Kapselhälfte (*Occipitale laterale*), sowie am Operculum und an der *Cartilago prootico-occipitalis* unterhalb desselben der *M. levator scapulae superior* (Theil I, Figg. 60, 77, 81).

An der Ventralfläche der Ohrkapsel entspringt vor Allem der *M. levator scapulae inferior* (Theil I, Fig. 61); die Ursprungslinie liegt am hinteren Rande des Querarms des Parasphenoids, am *Occipitale laterale* (in der Grube hinter dem Querarm des Parasphenoids) und auch noch lateral, am basalen Theil der *Cartilago prootico-occipitalis.* Ueber seine Ventralfläche zieht die *A. carotis interna* von hinten und lateral schräg nach vorn nnd medial (Fig. 92 a. S. 312 des zweiten Theiles). Dorsal vom *M. levator scapulae inferior* liegt endlich der *M. intertransversarius capitis inferior*, der lateral vom *Foramen jugulare* am lateralen Theil des *Occipitale laterale* und an der *Cartilago prootico-occipitalis* inserirt. Sein medialer Rand läuft gerade, der Mittellinie parallel, und lateral von der *Membrana tympani secundaria* vorbei; diese selbst wird ventralwärts somit nur vom *M. levator scapulae inferior* bedeckt.

Operationen am Labyrinth werden theils von der Dorsal-, theils von der Ventralseite aus vorgenommen (s. d. Arbeiten von Goltz, Böttcher, Bloch, Hasse, Cyon, A. Tomaszewicz, Schrader, Girard, Ewald u. A. Der Vorschlag zur Operation von der Ventralseite her stammt von Schrader). An der Dorsalseite ist die ganze Ohrkapsel von Weichtheilen bedeckt; einen Anhalt für die Orientirung bildet nach Entfernung der Haut die oberflächlich hervortretende hintere laterale Ecke der *Crista parotica* und der sich daran nach vorn anschliessende hintere Arm des Tympanicum. Um auf die Dorsalfläche der Ohrkapsel zu kommen, wäre zunächst der Ursprung des *M. depressor mandibulae* an der *Fascia dorsalis* durchzuschneiden und der genannte Muskel nach abwärts zu schlagen, dann der *M. rhomboideus anterior* durchzuschneiden. Wird dann die *Suprascapula* stark rückwärts gezogen, so ist die knorplige *Prominentia semicircularis posterior* bereits zugänglich. Um auf das übrige Ohrkapseldach zu gelangen, müsste die *Fascia temporalis* in grösserem Umfang fortgenommen werden. Da der *M. temporalis* der Ohrkapsel nur lose aufliegt, so ist es möglich, ihn medialwärts zu drängen und so, ohne ihn zu durchschneiden, einen grösseren Theil des Ohrkapseldaches zugänglich zu machen. (Hasse [1873] sticht mit der Nadel lateral von

der *A. occipitalis* durch die Muskeln hindurch in die hier in der Tiefe befindliche knorplige *Prominentia semicircularis posterior* und zerstört von hier aus das häutige Labyrinth.)

Die zuerst von Schrader vorgeschlagene Operation von der Ventralseite her ist einfacher, da am Hinterrande des Querarms des Parasphenoids gewöhnlich ein schmaler Theil der *Cartilago prootico-occipitalis* frei liegt, durch den der Otolith des Sacculus hindurchschimmert, und durch den man leicht in den Raum der Ohrkapsel einstechen kann. Der vordere Theil des *M. levator scapulae inferior* ist zurückzudrängen; die auf der Ventralfläche des genannten Muskels liegende *A. carotis interna* ist zu beachten.

In allen Fällen ist *Rana esculenta* (am besten die grösseren Weibchen) vorzuziehen, da bei dieser Form die *Cartilago prootico-occipitalis* länger persistirt und das Eindringen mit der Nadel sowohl von der Dorsalseite (*Prominentia semicircularis posterior*) wie von der Ventralseite (mittlerer Theil des Bodens der Ohrkapsel) gestattet.

C. Feinerer Bau des häutigen Labyrinthes.

C. Feinerer Bau des häutigen Labyrinthes.

Die Wandung des häutigen Labyrinthes besteht aus einer bindegewebigen *Lamina propria* und dem Epithel. Der *Lamina propria* schliesst sich aussen das perilymphatische (perilabyrinthäre) Gewebe an; an einigen Stellen finden sich dafür die weiten schon geschilderten perilymphatischen Räume. An den Nervenendstellen finden sich innen vom Epithel noch besondere Gebilde: die *Cupulae terminales* an den Cristae, die Otolithenmembranen an den drei Otolithenapparaten (*Macula recessus utriculi*, *M. sacculi*, *M. lagenae*) und die *Membranae tectoriae* an der *Macula neglecta* und der *Papilla basilaris*.

Lamina propria und perilymphatisches Gewebe. Nerven und Gefässe.

Die *Lamina propria* besitzt der Darstellung von Retzius zu Folge überall einen übereinstimmenden Bau, zeigt jedoch hier und da einige Verschiedenheiten, sowie an verschiedenen Stellen eine wechselnde Dicke.

Wie schon bemerkt, ist sie am dicksten an der *Pars basilaris* (ausser der *Membrana basilaris*), nur wenig dünner an dem Haupttheil der *Pars neglecta*; Bogengänge und Ampullen besitzen Wandungen mittlerer Dicke, der sich auch die mediale Wand des Sacculus, die Wand der Lagena, des *Recessus utriculi* und des *Sinus posterior utriculi* nähern; besonders verdickt ist dabei immer noch die Wandung an den Nervenendstellen; sehr dünn ist die Wandung des mittleren Utriculusabschnittes und seines *Sinus superior*, des hinteren Endes des *Canalis semicircularis lateralis*, die Wand der oberen Sacculusabtheilung, die laterale Wand der unteren Sacculusabtheilung, die am medialen und ventralen Umfang des hinteren Theiles der *Pars neglecta* und endlich die *Membrana basilaris*. Ja, es

ist fraglich, ob an letzterer überhaupt eine *Lamina propria* zwischen den beiden Zellblättern vorhanden ist.

An den dicken und mitteldicken Stellen besitzt die Wandung ein helles, ziemlich stark lichtbrechendes, homogenes Aussehen, ist „knorpelartig“ und wird daher oft auch kurzweg als Knorpel (Spindelknorpel, Spindelzellknorpel) bezeichnet. In Hämatoxylin färbt sich die homogene Grundsubstanz hell-violett. Oft sieht man in letzterer viele glänzende verzweigte Streifen, die aber (nach Retzius) sich nicht als Fasern erweisen, sondern von einer eigenthümlichen Zerklüftung der Substanz selbst herzurühren scheinen. In die homogene Grundsubstanz eingestreut finden sich, in besonderen Höhlen, meist spindelförmig erscheinende Zellen, deren Ausläufer gewöhnlich in der Flächenrichtung der Wand, aber auch in anderen Richtungen verlaufen. Von der Fläche betrachtet, zeigen sich dieselben als sehr verzweigte schwach körnige Zellen, deren verzweigte Ausläufer nach verschiedenen Richtungen ziehen. An den dünnen Partieen der Wandung tritt eine wirkliche Streifung in der sonst homogenen Grundsubstanz auf, und mehr oder weniger deutliche Fasern sind dann in ihr zu sehen, wie in der Seitenwand des *Recessus utriculi* und der lateralen sehr dünnen Wand des Sacculus, besonders nach der oberen Abtheilung (dem *Tegmentum vasculosum*) zu. An letzterem Theil ist die dünne Wandmembran, an welcher das Periost fest angeheftet ist, fein längsgestreift und lässt sich in eine Menge feiner, einander parallel gehender oder spitz kreuzender Fibrillen zerfasern. Zellen sind in den dünnen Partieen der Wandung sehr spärlich oder fehlen ganz.

An der Aussenfläche der Wandung heftet sich das Balkennetz des perilymphatischen Gewebes (wofern dasselbe nicht durch den perilymphatischen Raum ersetzt ist) innig an, und hierdurch entsteht an manchen Stellen eine unebene Fläche mit kleinen Vertiefungen und Vorsprüngen; auch Blutgefässe legen sich hier und da der Aussenfläche an, bisweilen in rinnenförmige Aushöhlungen derselben eingesenkt, bisweilen, und dies besonders an den Nervenendstellen, in die Wandung selbst eintretend und in ihr verlaufend (Retzius). Den von Hasse und dann auch von Kuhn beschriebenen Basalsaum an der Innenfläche der membranösen Wand betrachtet Retzius nicht als besondere Schicht, sondern nur als die innere, keine Zellen führende Partie der Wand selbst.

Das perilymphatische Gewebe bildet ein weitmaschiges Netzwerk, bestehend aus dünnen festen Balken mit Kernen an den Knotenpunkten. Retzius fasst es nicht als ein verzweigtes Zellennetz, sondern als ein Balkennetz (aus verzweigten Faserbündeln) mit anliegenden Zellen auf. In dem Netzwerk verlaufen reichlich elastische Fasern, und hier und da fand Retzius in den Maschen grosse

körnige, frei liegende Zellen, von dem Aussehen der Wanderzellen. Vor Allem aber finden sich in dem perilymphatischen Maschenwerk verzweigte Pigmentzellen (Melanophoren). Die meisten liegen unmittelbar aussen an der *Lamina propria* des häutigen Labyrinthes und an den Wänden des *Cavum perilymphaticum.* An den Nervenendstellen scheinen die Pigmentzellen besonders zahlreich zu sein. Die Balken des perilymphatischen Gewebes gehen aussen in das Periost über, das ebenfalls reichlich mit Pigmentzellen durchsetzt ist.

Die perilymphatischen Räume sind von einem Endothel ausgekleidet.

Die Nerven, die zu den Wänden des häutigen Labyrinthes treten, sind vor Allem die Aeste des *N. acusticus*, die in ihrem groben Verlauf schon beschrieben wurden. Die Hauptstämme des Hörnerven sind von einer Membran umgeben, die dem homogenen „Spindelknorpel" des häutigen Labyrinthes analog ist (Kuhn). Ausserdem giebt Kuhn an, dass auch eine röhrenförmige Fortsetzung des Periostes die Nerven als zweite Umhüllung bis zum Eintritt in die *Lamina propria* an den Nervenendstellen begleite. — Die Nervenäste enthalten markhaltige Nervenfasern verschiedenen Kalibers, sowie zwischen diesen und mit ihnen zusammenhängend kleine oppositopol-bipolare Nervenzellen (Hasse, Kuhn, Retzius). An den Maculae und Cristae durchbohren sie die *Lamina propria*, um in das Epithel einzudringen. Ihr weiteres Verhalten kommt später zur Sprache.

Ausserdem hat Niemack (1892) noch eine zweite Nervenart, besonders in den Wandungen des centralen Bläschencomplexes, weniger in den Bogengängen, gefunden. Es sind dies dünne Bündel feinster langgestreckt verlaufender Fäserchen ohne bemerkbare Varicositäten, von einer Schwann'schen Scheide mit (in Methylenblau) violett tingirten Kernen eingeschlossen. Eine nähere Beziehung zu den Blutgefässen war nicht festzustellen, überhaupt sind Ausgangs- und Endpunkt dieser Nerven bisher nicht ermittelt.

Ueber die Blutgefässe mangeln genaue Angaben. Man sieht vielfach Blutgefässe im perilymphatischen Gewebe; um die Bogengänge und Ampullen bilden sie ein weitmaschiges Netz, an den *Cristae acusticae* finden sie sich auch in das Septum eingeschlossen (Hasse). Auch an anderen Stellen finde ich auf Schnitten vielfach Gefässe innerhalb der *Lamina propria.* Eine besondere Entwickelung der Capillaren am „*Tegmentum vasculosum*" vermochte Hasse, wie schon bemerkt, nicht wahrzunehmen.

Epithel.

Auch bei der Schilderung des Epithels folge ich in der Hauptsache der Darstellung von Retzius.

Die ganze Innenfläche des häutigen Labyrinthes ist von einem einschichtigen Epithel bekleidet, das an den Nervenendstellen einen ganz besonderen Charakter besitzt.

Das Epithel ausserhalb der Nervenendstellen.

Ausserhalb der Nervenendstellen findet sich an den meisten Orten ein polygonales ziemlich plattes Pflasterepithel, dessen Zellen nicht überall die gleiche Grösse besitzen. Eingestreut zwischen diese finden sich besonders gestaltete Elemente: 1. von Retzius entdeckte kleinere Zellen, die den „protoplasmatischen" Zellen der Fische entsprechen; 2. die Pigmentzellen (Hasse) oder Reiserbesenzellen (Niemack); 3. die bisher nur im Sacculus gefundenen perimaculären Zellen (Niemack).

Was zunächst das gewöhnliche Pflasterepithel anlangt, so sind die Zellen desselben gross an der lateralen Wand des Sacculus, gehen aber an der medialen Wand sofort in kleine Zellen über. Gross sind sie ferner in den Bogengängen, wo sie nur in der Raphelinie (entsprechend der Concavität des Ganges) in schmälere, aber höhere kleinkernige Elemente übergehen. Auch an den Seitenwänden der Ampullen sind sie gross und platt, am Dach (der Bogengangsraphe entsprechend) dagegen kleiner und höher (Dachzellen, Hasse). Am Boden der Ampullen findet sich ein kleineres Plattenepithel, das in der Umgebung der *Crista acustica*, also an beiden Abhängen des *Septum transversum* und in der Umgebung der beiden Cristaenden, in ein schmäleres und höheres Epithel übergeht und sich schliesslich, in nächster Nähe der Nervenendstelle, in ein wahres Cylinderepithel verwandelt. Auch im Utriculus und *Sinus superior* kommt ziemlich grosses Plattenepithel vor, kleiner ist es im *Recessus utriculi*. Endlich wird es aber in der Umgebung aller Nervenendstellen, nicht nur der *Cristae ampullarum*, immer schmäler und höher.

Eingestreut zwischen die Elemente des indifferenten platten oder etwas höheren Epithels finden sich die schon genannten Arten besonderer zelliger Elemente.

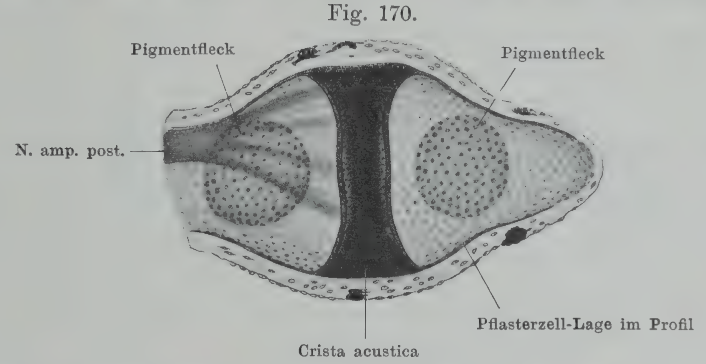
Die einen, von Retzius zuerst entdeckten liegen in der Umgebung der grösseren Nervenendstellen: *Macula recessus utriculi*, *Macula sacculi* und *Macula lagenae*. Es handelt sich um schmälere verzweigte gelbglänzende Zellen mit sehr kleinem spindelförmigen Kern, die einzeln oder reihenweise zwischen die übrigen Zellen eingestreut sind. Sie entsprechen den bei den Fischen an ähnlichen Stellen vorkommenden sogenannten protoplasmatischen Zellen, deren Natur noch unbekannt ist.

Die zweiten Elemente besonderer Natur (Pigmentzellen, Hasse; Reiserbesenzellen, Niemack) finden sich im Utriculus, im *Tegmentum vasculosum* und in den Ampullen. Im *Tegmentum vasculosum* wurden sie von Deiters, Hasse, Kuhn, in den Ampullen von Hasse und Kuhn beschrieben; Retzius fand sie auch im Utriculus. Sie sind stark granulirt und gelblich pigmentirt, daher bezeichnet Hasse sie direct als Pigmentzellen. In den Ampullen liegen sie in zwei von Hasse (1867) bereits beschriebenen Gruppen zusammen. Dieselben bilden zwei am Boden jeder Ampulle gelegene scharf begrenzte gelbe Flecke; der eine liegt vor, der andere hinter dem *Septum transversum* (Fig. 170). Die am Uebergang zum Bogengang gelegene ist (Retzius) nicht ganz rundlich, sondern oval, mit etwas concavem Rand gegen den Bogengang hin, die entgegengesetzte ist rund. Die Zellen sind hoch, ihre oberen Partieen nicht eigentlich körnig, sondern fibrillär

zerfallen, mit meistens radiirender Anordnung der gelblich glänzenden, stark lichtbrechenden Fibrillen (daher eben Reiserbesenzellen, Niemack). Unter der oberen Zone wird jede Zelle schmäler, verbreitert sich dann aber unten wieder zu einer polygonalen, mehr homogenen Platte, die dicht neben den Fussplatten der übrigen Zellen der Wandung ansitzt. Zwischen den verschmälerten Partieen der einzelnen Zellen bleiben Spalträume. Zellen von dieser Art bilden durchweg den Fleck am Ampullenboden. — Ganz ähnliche Zellen finden sich im *Tegmentum vasculosum*, nur sind sie hier etwas niedriger. (Dass Retzius als *Tegmentum vasculosum* den weitaus grössten Theil der oberen Sacculusabtheilung bezeichnet, wurde oben auseinandergesetzt.) Endlich sind auch am Boden und an den Seitenwänden des Utriculus, besonders in der Umgebung des *Foramen utriculo-sacculare*, Zellen von der geschilderten Art vorhanden. — Mit den in der Umgebung der drei grossen *Maculae acusticae* auftretenden Elementen haben sie nichts gemein.

Wie Niemack berichtet, färben sich die Kerne, sowie die allermeisten Fäserchen der geschilderten Zellen in Methylenblau intensiv und nachhaltig blau. Ausserdem aber zeigen sich in so behandelten Präparaten scharf gezeichnete, kurze, varicöse Fäserchen, die von unten an die Zelle herantreten, deren Basis umfassen und sich oft in eine mit dem dickeren Ende der Wand aufsitzende Keule fortsetzen. Es entsteht so völlig der Eindruck nervöser Endigungen. Auch

Fig. 170.



Boden der geöffneten hinteren Ampulle von der Innenfläche gesehen. Nach C. Hasse. 60/1.

verlaufen von der Crista her ein bis zwei Nervenfasern in diese Gegend. Doch war ein Zusammenhang der beschriebenen, stets kurz abbrechenden Fäserchen mit diesen Nerven nie wahrzunehmen, so dass eine Beziehung der „Reiserbesenzellen“ zu Nerven bisher nicht zu beweisen, aber allerdings auch nicht auszuschliessen ist.

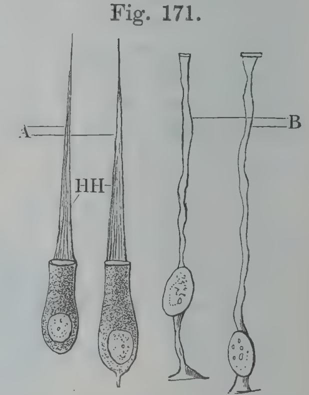
Endlich hat Niemack (1892) noch in der Umgebung der *Macula sacculi* besondere Elemente unter dem Namen perimaculäre Zellen beschrieben, die eine merkwürdige Beziehung zu Nerven darbieten. Sie umgeben die äusseren zwei Drittel des Umfanges der Macula in einiger Entfernung von deren Rande in zwei bis drei Reihen, sind beträchtlich gross, oval, durch Methylenblau bald intensiv, bald schwächer tingirt und tragen fast regelmässig ein Krönchen von braunen Pigmentkörnern. Diese Zellen sind sowohl unter einander als mit der Nerveneintrittsstelle der Macula durch Fasern verbunden. Zu jeder von ihnen treten mehrere feine varicöse Nervenfasern, sich zwischen den umliegenden Zellen hindurchschlängelnd, und verdicken sich an der Berührungsstelle zu einem stark gefärbten Näpfchen, das die Zelle umfasst. Jede Zelle zeigt ebenso viele solche

dunkelviolette Randwülste, wie sie Nervenfasern erhält. Möglicher Weise besteht auch hier ein „Mantel", wie an den Maculazellen (s. später). Die zwei bis drei zu einer Zelle tretenden Nervenfäserchen kommen theils direct von der Macula, theils von umliegenden gleichen Zellen her. Welche Bedeutung diesen Zellen zukommt, ist bisher nicht zu sagen.

Epithel der Nervenendstellen.

An den Nervenendstellen besteht das Epithel aus zweierlei Arten von zelligen Elementen, nämlich den Haarzellen und den zwischen ihnen regelmässig angeordneten Fadenzellen. Erstere stellen die nervösen, letztere die stützenden und isolirenden Elemente dar. In das Epithel treten die Fasern des Acusticusastes der betreffenden Endstelle ein und enden hier, und zwar nach Niemack in zweierlei Weise: einerseits frei an der Oberfläche des Epithels und andererseits an den Haarzellen. Auf den letzteren kommen dann noch die mehrfach genannten Auflagerungen in Betracht: *Cupulae terminales*, Otolithenscheiben, Deckmembranen.

Fig. 171.



Isolirte Elemente aus der Crista acustica der vorderen Ampulla. Nach G. Retzius. A Zwei Haarzellen. HH Ihre Haare. B Zwei Fadenzellen.

Die Dicke des Nervenepithels ist nach Retzius an den verschiedenen Endstellen, aber auch an verschiedenen Partieen derselben Endstelle wechselnd. An den *Cristae acusticae* misst es in der Mitte 0,075 mm, an den Seiten 0,06 mm, an der *Macula recessus utriculi* war die grösste Dicke 0,09 mm, an der *Macula sacculi* 0,075 mm, an der *Macula lagenae* bis 0,06 mm, an der *Papilla basilaris* 0,045 mm, an der *Macula neglecta* 0,075 mm.

a) Die zelligen Elemente.

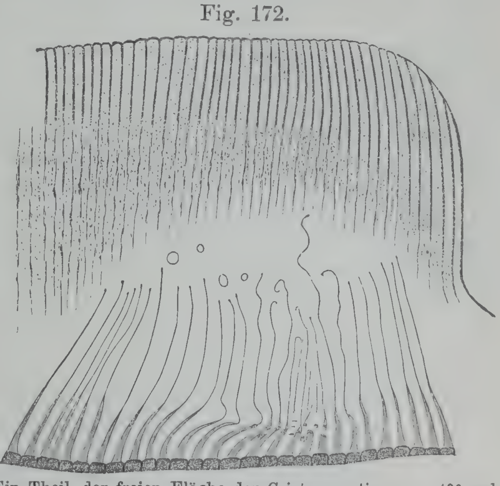
a) Die zelligen Elemente.

Die Fadenzellen (Zahnzellen, Stütz- oder Isolationszellen, eigentliche Epithelzellen) sind nach der Schilderung von Retzius schmale, feine und lange Elemente mit einem durch den Kern verdickten Körper und zwei Fortsätzen, einem centralen und einem peripheren. Die Kerne liegen in verschiedenen Höhen und daher in mehreren Reihen über einander. Die die untersten Kerne führenden Zellen sind die sogenannten Basalzellen, gehören aber, wie Retzius gezeigt hat, derselben Zellkategorie an wie die übrigen Fadenzellen. Der centrale Fortsatz ist der kürzere, aber je nach der Lage des Kernes von etwas verschiedener Länge und an seinem unteren Ende, mit dem er der *Lamina propria* aufsitzt, oft etwas verbreitert (Fig. 171). Der längere (aber ebenfalls verschieden lange) periphere Fortsatz ist fadenförmig, dringt zwischen den Haarzellen bis zur Oberfläche des Epithels und wird dort oft ein wenig breiter; die oberen Enden der Fadenzellen liegen zwischen den oberen Enden der Haarzellen.

Die Haarzellen (Stäbchenzellen) sind im Ganzen länglich flaschenförmig, aber nicht alle von gleicher Länge (von 0,024 bis 0,04 mm). Das obere Ende er-

reicht bei allen die freie Oberfläche, das untere reicht dagegen verschieden weit hinab. Sie haben ein körniges, etwas glänzendes Aussehen. Das untere Ende, das zugleich das breitere ist, enthält den ziemlich grossen rundlich-ovalen Kern und ist meist unten abgerundet; zuweilen zeigt es einen feinen kurzen Fortsatz (Fig. 171, an der rechten Zelle). Das obere etwas verjüngte Ende erreicht die Oberfläche des Epithels und endet hier mit einer rundlichen abgeplatteten, gelblich glänzenden Fläche (Verdickungssaum, Hasse), die ein an der Basis breites, plattes, nach oben hin sich verschmälerndes und spitz auslaufendes steifes Haar trägt. Letzteres erscheint aus einer Anzahl parallel und dicht neben einander gelagerter gerader feiner Fädchen zusammengesetzt. Die Haare sind an den einzelnen Nervenendstellen von verschiedener Länge. An den Cristae der Ampullen fand Retzius höchstens eine Länge von 0,13 mm. Hensen (1881) nimmt an, dass ihre wirkliche Länge etwa 0,2 mm beträgt, er schildert sie als an der Basis rund und zählte in den Haaren aus der Mitte der Crista etwa 18 bis 20 Fädchen, die die Basis zusammensetzen. Den äusseren längeren und feinen Theil stellt Hensen als einheitliches feines Fädchen dar (Fig. 172). (Ueber das Verhalten der Cristahaare zu der *Cupula terminalis* siehe unten.) An der *Macula recessus utriculi* bestimmte Retzius die Länge der Haare auf nur 0,011 mm, an der *Macula lagenae* auf 0,017 mm. Nach der Darstellung, die Breuer von dem Verhalten dieser Haare zu den Otolithenscheiben macht, dürften sie auch hier etwas länger sein.

Fig. 172.



Ein Theil der freien Fläche der Crista acustica, ca. 400 mal vergr. Nach v. Hensen. Von der Crista gehen die mannigfaltig verbogenen Hörhaare aus. Ueber diesen liegt structurlose Gallerte, die aber durch die Kruste der Cupula zusammengehalten wird.

b) Verhalten der Nerven an den Nervenendstellen.

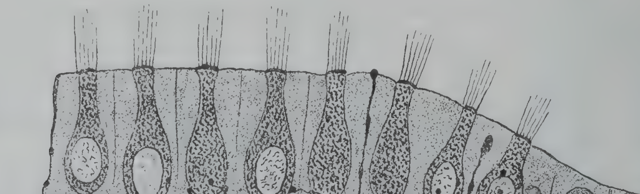
b) Verhalten der Nerven an den Nervenendstellen.

Die Nervenfasern durchbohren an den Nervenendstellen schief oder vertical die *Lamina propria* und geben erst in der Nähe der inneren Fläche derselben ihre Markscheide ab, um dann scheidenlos in das Epithel einzutreten. Hier verlaufen sie oft eine Strecke weit ohne Theilung, nicht selten aber fand sich auch in einiger Entfernung von der Eintrittsstelle eine wirkliche Zweitheilung der Nervenfasern, wobei gewöhnlich der eine Zweig feiner ist als der andere. Die Fasern steigen dann bis zur Zone unter den Haarzellen empor, biegen dann um und verlaufen horizontal. Wie sich schliesslich das letzte Ende gestaltet, wurde Retzius nicht ganz klar; doch fand sich oft, dass die feinen Fäserchen das untere Ende der Haarzellen eng umstricken und demselben innig anhaften.

Diese von Retzius ermittelten Thatsachen haben kürzlich (1892) durch Niemack, der mit der Methylenblaumethode arbeitete, eine Ergänzung erfahren. Niemack beschreibt Folgendes. Nachdem (an den drei Cristae, sowie an den *Maculae recessus utriculi*, *sacculi*, *lagenae*, *neglecta*) die marklosen Nervenfasern

durch die *Lamina propria* hindurchgetreten sind, vertheilen sie sich unter dem ganzen Gebiet der Macula bezw. Crista, wobei ein Theil der Fasern eine Strecke weit horizontal verlaufen muss, um bis zur Peripherie zu gelangen. Zugleich aber theilen sich alle, meist dichotomisch, doch auch trichotomisch, in feinere Fäserchen, die nach allen Richtungen auseinanderfahrend und unter einander anastomosirend ein sehr weitmaschiges unregelmässiges Netz (*Plexus subepithelialis*) bilden. Von feineren aus allen Theilen dieses Netzes aufsteigenden Fäserchen wird dann ein zweiter Plexus, *Plexus intraepithelialis*, gebildet, der im Epithel selbst horizontal liegt, sehr engmaschig und mit zahllosen Varicositäten ausgestattet ist. Er bildet eine Art Sieb, in dessen Löchern die Zellen stecken; wo die Kernreihen des Epithels sehr zahlreich sind, ist er mehrschichtig. Aus diesem Siebplexus treten nun feinste varicöse Fäserchen von zweierlei Art hervor. Die einen laufen ohne merkliche Beziehung zu Zellen bis zur Oberfläche und enden dort mit einer keulen- oder kolbenförmigen Anschwellung. Diese freien Endigungen scheinen in der Randregion der Macula resp. Crista zahlreicher zu sein. Die Fäserchen der zweiten Kategorie treten zu den Haarzellen, an denen sie enden. Im centralen Gebiet der Nervenendstelle legen sich aber die Nervenenden nicht direct an die Zellen an, sondern an einen dieselbe umgebenden „Mantel", der in Methylenblau violett gefärbt wird und eine fein granulirte Be-

Fig. 173.



Aus einer Anzahl von Präparaten halbschematisch zusammengestellter Verticalschnitt durch eine Crista acustica. Nach J. Niemack. Plexus subepithelialis, Plexus intraepithelialis, freie Endigungen an der Oberfläche des Epithels, Endigungen an den Haarzellen.

schaffenheit darbietet. Niemack hält es für möglich, dass derselbe wie eine Art Zwischensubstanz die Verbindung zwischen Zelle und Nerv vermittle. Den Zellen in der Peripherie der Macula bezw. Crista fehlt die feine Ausbildung des Mantels. (Eine körnige intercelluläre Substanz ist auch anderweitig beschrieben worden, siehe von Ebner 1902.)

Eine Abweichung von dem soeben beschriebenen Verhalten zeigt sich an der *Pars basilaris*, indem einerseits der Siebplexus nur ganz gering ausgebildet ist, und andererseits sich auf dem Haupte der Sinnesepithelzellen, „dasselbe krönend, ein niedriges dreieckiges Häufchen entweder von Pigment- oder von violett tingirten Körnern" findet.

Am Sacculus treten feine varicöse Fäserchen von der Nerveneintrittsstelle der Macula aus in die Umgebung zu den perimaculären Zellen und verhalten sich dort in der schon oben angegebenen Weise. So bildet sich in der Peripherie der Macula noch ein Plexus von grossen nervösen Randschlingen (Niemack).

Nicht ausgeschlossen ist es nach Niemack endlich, dass auch die in den Ampullen und im Utriculus befindlichen stark pigmentirten Zellen zu Nerven in Beziehung stehen. In den Ampullen laufen von der Crista her ein bis zwei Fäserchen in diese Gegend. (Das Genauere wurde schon geschildert.)

c) *Cupulae terminales*; Otolithenscheiben, Deckmembranen.

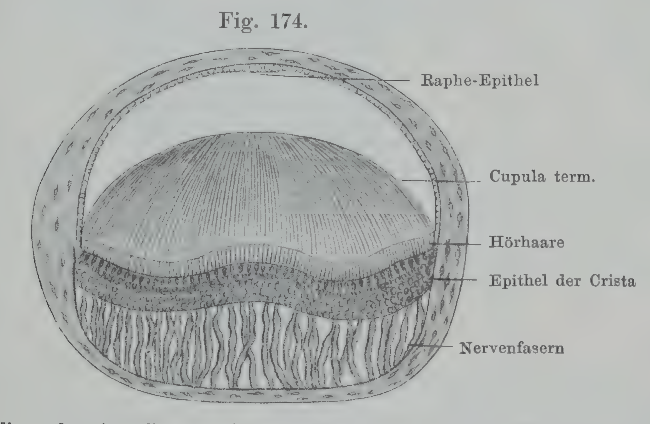
c) Cupulae terminales; Otolithenscheiben, Deckmembranen.

Die *Cupulae terminales*, Otolithenscheiben und Deckmembranen sind Auflagerungen sehr verschiedener Art, die sich auf den Nervenendstellen finden.

α) *Cupulae terminales.*

Die sogenannten *Cupulae terminales* liegen auf dem Epithel der *Cristae acusticae* in den Ampullen; ihre äussere Form wurde bereits geschildert. Eine jede Cupula ist kuppelförmig, mit ihrer Basis der Oberfläche der Crista angepasst, aber von dieser durch einen Spaltraum getrennt und leicht abfallend; ihre Substanz ist weich, hell und durchsichtig und zeigt dichte parallele Streifen (Fig. 174). Letztere rühren nicht, wie früher geglaubt wurde, von Fasern, sondern von den langen Haaren der Haarzellen her, die durch den erwähnten Spaltraum in die Substanz der Cupula eintreten und von dieser zusammengehalten werden. Die Frage, ob die Cupula ein präexistirendes Gebilde oder ein Kunstproduct sei, ist noch nicht entschieden. Ihr Entdecker G. Lang (1863) hielt sie für ein Gebilde, das dem Cristaepithel direct aufliege, und die Haare, die von M. Schultze (1858) entdeckt und von Fr. E. Schulze (1862) bestätigt waren, für die Ueberreste dieses Gebildes. Nachdem sich dann gezeigt hatte, dass Haare und Cupula

Fig. 174.



Querschnitt durch die vordere Ampulla, 100 mal vergr. Man sieht die auf der Crista acustica ruhende Cupula terminalis, durch einen schmalen Raum von ihr getrennt, und die Hörhaare der Haarzellen durch denselben hindurch in die untere Fläche der Cupula eintretend. Nach G. Retzius.

neben einander beobachtet werden können (Hasse 1870), trat Hensen (1878) gegen die Präexistenz der Cupula auf und erklärte dieselbe für ein Kunstproduct, das durch die Behandlung aus den Haaren entstehe. In einer zweiten Arbeit (1881) behandelt Hensen die Frage noch ausführlicher unter Besprechung der verschiedenen Beobachtungen anderer Untersucher und kommt aufs Neue zu dem Schluss, dass die Cupula im Leben nicht existire, sondern durch die angewandten Reagentien entstehe (als Salpetersäure- oder Osmiumcupula, die beide etwas verschiedenes Aussehen besitzen). Für die Osmiumcupula nimmt Hensen an, dass

eine Substanz in Lösung zwischen und um die Haarmassen herum vorhanden sei, welche zur Cupularbildung beiträgt bezw. dazu nothwendig ist. Daraufhin kommt auch Retzius (1884) zu dem Schluss, dass im Leben eine halbflüssige Substanz vorhanden ist, welche die Haare umfasst, durch gewisse Reagentien verschieden stark erstarrt und oft schrumpft, wobei die Haare auch mehr oder weniger verändert werden. Die Streifung der Cupula rührt von den langen Haaren her, die in sie hineinragen. Auch Hasse (1884) spricht sich in ähnlichem Sinne aus.

β) Otolithenscheiben.

Auf den drei grossen *Maculae acusticae*: *Macula recessus utriculi*, *Macula sacculi* und *Macula lagenae* finden sich Ansammlungen von Otolithen, d. h. weissen Kalkkrystallen, die durch ein schleimiges Bindemittel zusammengehalten werden. In frischem Zustande stellt die Otolithenscheibe eine milchigweisse, leicht zerfliessbare und ziemlich voluminöse Masse dar; die mikroskopische Untersuchung des Kalkbreies ergiebt kleinere und grössere nadelförmige Krystalle von kohlensaurem Kalk, neben dem sich bei der chemischen Analyse auch noch kleinere Mengen von phosphorsaurer Magnesia nachweisen lassen (Kuhn). An der Unterfläche der Otolithenmasse findet sich, den Zellen der Macula zugekehrt, aber von diesen durch einen Spaltraum getrennt, eine gallertige krystallfreie Substanz. Nach J. Breuer repräsentirt diese eine Art Deckmembran, der die Otolithenmasse aufliegt. Die Deckmembran selbst wird getragen von den Haaren der Haarzellen, die bald nach ihrem Austritt aus den Zellen in eine der Membranfläche parallele Richtung umbiegen und in die Deckmembran eintreten. Durch diese Anordnung wird es möglich, dass Verschiebungen der Otolithenmasse sich den Haaren der Sinneszellen mittheilen und zur Perception gelangen (s. Function des Labyrinthorganes).

γ) Deckmembranen, *Membranae tectoriae.*

An der *Macula neglecta*, sowie an der *Papilla basilaris* finden sich Deckmembranen, cuticulare Bildungen, deren Form bereits geschildert wurde. Das Gewebe der Deckmembranen ist (Retzius) hell, homogen, theilweise feinstreifig und wird durch Erhärtung in Ueberosmiumsäure glasig spröde. Die Substanz der Deckmembran wird von Canälen durchsetzt, die mit runden Löchern auf den Oberflächen der Membran sich öffnen.

3. Das Mittelohr.

3. Das Mittelohr.

Zu den Gebilden des Mittelohres gehören: A. die beiden „Gehörknöchelchen“: das Operculum und das Plectrum, die zusammen die *Columella auris* bilden, B. die Paukenhöhle, C. das Trommelfell.

A. Columella auris (Operculum und Plectrum).

A. *Columella auris* (Operculum und Plectrum).

Die *Columella auris* des Frosches besteht aus zwei Stücken, die nur durch Bindegewebe mit einander verbunden sind, somit selbstständige Skeletelemente repräsentiren (Fig. 175, a. f. S). Das Operculum ist eine kleine oval gestaltete Knorpelplatte, die eine concave Innen- und eine convexe Aussenseite unterscheiden lässt. Ihre Längsaxe steht etwas schief, von hinten und medial nach vorn und lateral. Die

Platte verschliesst den hinteren Theil der *Fossa fenestrae vestibuli* in dessen Grund die *Fenestra vestibuli* selbst liegt. Da die *Fossa fenestrae vestibuli* sich nach hinten hin verflacht und schliesslich an

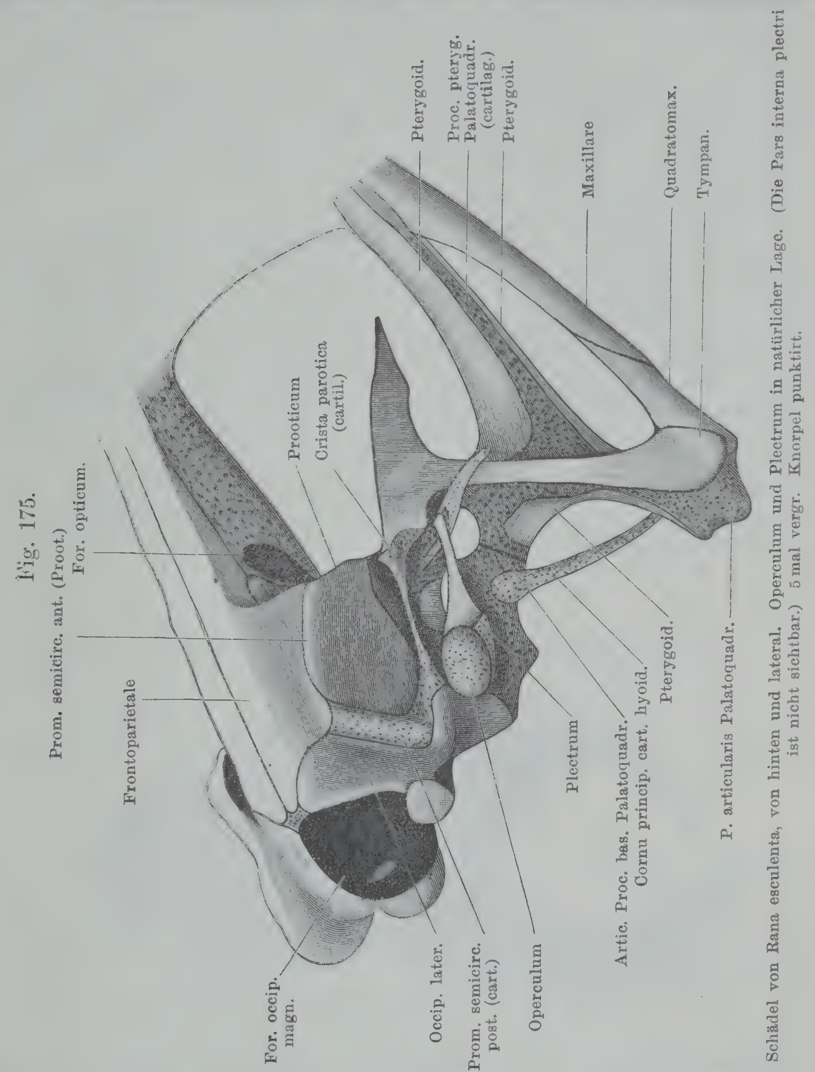


Fig. 175. Schädel von Rana esculenta, von hinten und lateral. Operculum und Plectrum in natürlicher Lage. (Die Pars interna plectri ist nicht sichtbar.) 5 mal vergr. Knorpel punktirt.

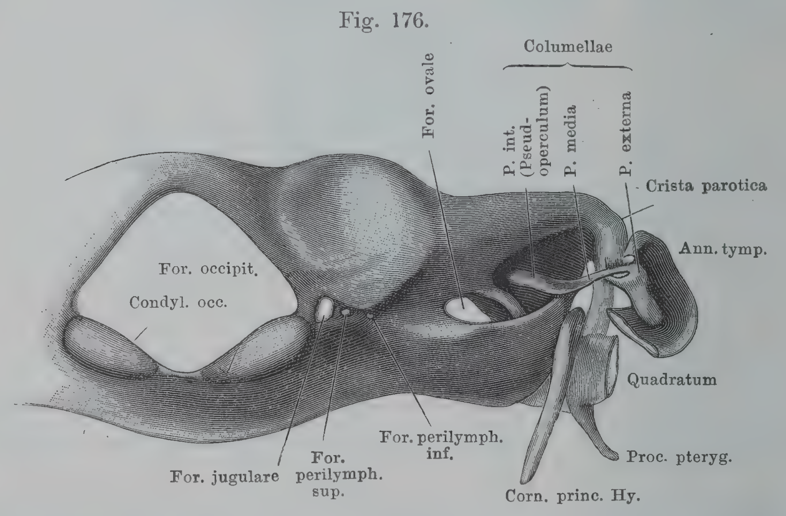
die Hinterwand der Ohrkapsel ausläuft, somit auch der Hinterrand der *Fenestra vestibuli* selbst an die Oberfläche der Ohrkapsel zu liegen kommt (Fig. 176, a. S. 738), so gestalten sich die Beziehungen des Operculum zur *Fenestra vestibuli* hinten etwas anders als weiter vorn. Hinten liegt es direct aussen von der *Fenestra vestibuli*; je weiter nach vorn, um so mehr entfernt es sich von derselben und lässt einen grossen

Zwischenraum zwischen sich und ihr, der von dem *Ductus fenestrae vestibuli* (*cavi perilymphatici*) eingenommen wird. Das hinterste Ende des Operculum ragt über den caudalen Rand der *Fenestra vestibuli* hinaus und liegt der Hinterwand der Ohrkapsel an, auch nach vorn hin dehnt sich das Operculum erheblich weiter aus, als der Ausdehnung der *Fenestra vestibuli* entspricht. An der convexen Aussenfläche des Operculums setzt die *Pars opercularis* des *M. levator scapulae superior*, von dorsal her kommend, an (Fig. 166). Mit der Paukenhöhle hat das Operculum Nichts zu thun.

Verbindungen des Operculums. Der obere Rand des Operculums legt sich oberhalb und lateral vom oberen Rande der *Fenestra vestibuli* an die Ohrkapsel an, entsprechend der knorpligen (zur *Synchondrosis prootico-occipitalis* gehörigen) Ventralwand des *Cavum semicirculare laterale* (Figg. 166 und 167) und ist bei älteren Thieren continuirlich knorplig mit derselben verbunden. Nur hinten und vorn schiebt sich eine dünne feste Bindegewebsschicht zwischen beide Theile ein, und bei jüngeren Thieren bleibt der ganze Oberrand des Operculums durch eine dünne, nicht völlig verknorpelte Zone von der Ventralwand des *Cavum semicirculare laterale* getrennt.

Die Verbindung des ventralen Operculumrandes mit der Ohrkapsel ist eine viel weniger feste. Dieser Rand wird lateral durch den unteren (knorpligen) Rand der *Fossa fenestrae vestibuli* bedeckt, der sich hier aufwärts krümmt und

Fig. 176.



Hinteransicht des Primordialcraniums von Rana fusca. Nach einem bei 50facher Vergrösserung hergestellten Modell einer R. fusca von ca. $2^1/_2$ cm Länge; verkleinert. Die Knochengrenzen sind weggelassen; die hintere Hälfte des Annulus tympanicus und die Pars articularis Quadrati sind weggenommen, ebenso das Operculum, um die Anordnung der Columella auris sichtbar zu machen. Diese ist als durchweg knorplig dargestellt.

über das Operculum übergreift; eine Bindegewebsschicht verbindet den ventralen Rand wie den unteren Theil der Aussenfläche des Operculums mit dem Ohrkapselknorpel (Fig. 161). Das innere und äussere Perichondrium des Operculums geht in

diese Bindegewebsmasse über, die sich in die innere Auskleidung der *Fossa fenestrae vestibuli* fortsetzt. Der hinterste Theil des Operculums ist bindegewebig an das *Occipitale laterale* hinter der *Fenestra vestibuli* befestigt. Dagegen schiebt sich der vorderste Theil an die Aussenfläche der *Pars interna Plectri* und ist mit dieser durch eine dünne Bindegewebslage verbunden.

Das Plectrum ist ein dünnes Stäbchen mit zwei verbreiterten Enden. Das Mittelstück, *Pars media plectri*, ist knöchern, die *Pars interna* und die *Pars externa* sind knorplig. Die *Pars interna* besitzt die Form einer kleinen viereckigen Knorpelplatte (Pseudoperculum), die mit ihrem Ventralrand in den ventralen Rand der *Fossa fenestrae vestibuli* übergeht und sich mit ihrem hintersten Theil an die Innenfläche des vordersten Operculumabschnittes anlegt. Sie schliesst den vorderen Theil der *Fossa fenestrae vestibuli* nach aussen ab (Fig. 176; in dieser dem ersten Theil entnommenen Figur ist die *Fenestra vestibuli* als *Foramen ovale*, und das Plectrum als Columella bezeichnet).

Der Uebergang der Platte in den unteren Rand der *Fossa fenestrae vestibuli* ist ein continuirlich knorpliger, allerdings sind die Knorpelhöhlen und ihre Zellen an der Uebergangsstelle sehr klein und stehen eng bei einander, auch ist die Grundsubstanz weniger stark färbbar, so dass die Uebergangszone wohl eine nachgiebige, biegsame Partie innerhalb des Knorpels darstellt. Der obere Rand der Knorpelplatte ist durch eine dünne Bindegewebslage mit der knorpligen Ventralwand der *Pars superior* der Ohrkapsel (*Cavum semicirculare laterale*) verbunden, und diese Bindegewebslage setzt sich auch an den Vorderrand der Platte fort und verbindet ihn mit der Vorderwand der *Fossa fenestrae vestibuli*. Nach hinten setzt sie sich in die Bindegewebsschicht fort, die zwischen dem hinteren Theil der *Pars interna plectri* und dem vorderen des Operculums sich findet. Die *Pars interna plectri* deckt mit ihrer Innenfläche den *Saccus fenestrae vestibuli* vor dem Gebiet der eigentlichen *Fenestra vestibuli*.

An den unteren Theil der plattenförmigen *Pars interna plectri* schliesst sich die knöcherne *Pars media plectri* an. Sie stellt ein dünnes knöchernes Stäbchen dar, das innen, am Uebergang in die *Pars interna*, am dicksten ist und nach aussen hin sich verjüngt. Seine Verlaufsrichtung geht von medial und hinten nach lateral und vorn. Es liegt ganz an der Hinterwand des *Cavum tympani*, hinter der Schleimhaut, ohne diese gegen das Lumen des Cavums vorzuwölben. Ueber ihm verlaufen die *V. jugularis interna* und der *N. hyomandibularis*. Die Knochensubstanz, aus der es besteht, ist compact; nur im lateralen Ende findet sich eine kleine von Knorpel eingenommene Höhle (Fig. 177). Dieser Knorpel tritt dann aus dem Knochen heraus und geht in die knorplige *Pars externa plectri* über, die den complicirtest gestalteten Abschnitt des Plectrums darstellt. Sie kann als

keulenförmig bezeichnet werden: das dünnere, aber mit einer leichten terminalen Anschwellung versehene Keulenende ist lateral- und ventralwärts gerichtet und mit dem Trommelfell verbunden (Fig. 177). Das dicke Keulenende blickt somit nach medial und oben und ist mit dem dünnen Knorpelstiel verbunden, der aus der knöchernen *Pars media plectri* heraustritt und gleich darauf sich ventralwärts umbiegt (s. auch Fig. 20 von Theil I). Der Uebergang des Stieles in die Basis der Keule erfolgt an dem lateralen Rande derselben; vom medialen Rande der Basis geht der *Processus ascendens plectri* ab, der als sehr dünner drehrunder Knorpel in einem leichten medialwärts convexen Bogen vor der *Pars media plectri* aufsteigt und continuirlich in den Knorpel der *Crista parotica*, an deren Unterfläche, übergeht (Fig. 175).

Die *Pars externa plectri* besitzt zur Paukenhöhle engere Beziehungen als die *Pars media*. Sie drängt sich von oben her in die Paukenhöhle ein und erhält dabei von der Schleimhaut derselben einen Ueberzug an ihrem ventralen, vorderen und hinteren Umfang, bleibt aber am Dach der Paukenhöhle befestigt durch die Schleimhautfalte, in deren freiem Rande sie liegt. Diese Falte, die als *Plica plectri* bezeichnet werden kann, besteht also wie ein Mesenterium aus zwei Blättern; sie geht in die parietale Schleimhaut der Paukenhöhle am Dach und am Trommelfell über. In der *Plica plectri* steigt auch der *Processus ascendens plectri* zur Ventralfläche der *Crista parotica* auf (s. Paukenhöhle).

Function der beiden Columellaelemente. Dass durch das Plectrum die Schwingungen des Trommelfelles auf das innere Ohr übertragen werden können, ist leicht verständlich; schwerer einzusehen ist dagegen die Bedeutung des Operculums. Das innere Plectrumende wirkt direct auf den *Saccus fenestrae vestibuli*, und von hier aus können die Wellen der Perilymphe durch die *Fenestra vestibuli* in das *Spatium sacculare* des *Cavum perilymphaticum* gelangen. Da der untere Rand des inneren Plectrumendes knorplig in den unteren Rand der *Fossa fenestrae vestibuli* übergeht, so wird die Bewegung dieses inneren Endes weniger ein einfaches Vor- und Zurückgehen (nach innen und aussen), als eine Drehung um den unteren Rand sein. Wie sich das Operculum dabei verhält, wurde bisher nicht beobachtet. In Betracht kommt, dass das Plectrum sich nicht aussen an das Operculum anfügt, sondern mit dem hinteren Rande seiner Fussplatte medial vom vordersten Theil des Operculums liegt. Da zwischen beiden Theilen eine bindegewebige Verbindung besteht, so wäre es möglich, dass das Operculum die Bewegungen des Plectrums in gleichem Sinne mitmacht, doch dürfte es sich bei dem Operculum um eine Drehung um den oberen Rand handeln, da dieser der fester fixirte ist. Ueber die Bedeutung der *Pars opercularis* des *M. levator scapulae superior* lässt sich noch nichts Bestimmtes aussagen.

Zur Nomenclatur und Literatur.

In der obigen Darstellung habe ich die Bezeichnung Plectrum eingeführt, um den fortgesetzten Missverständnissen und Irrthümern abzuhelfen, die nothwendiger Weise durch die (auch von mir selbst im ersten Theil gebrauchte) Bezeichnung Columella entstehen müssen und thatsächlich entstanden sind. Die Bezeichnung Columella wird ganz allgemein für das einheitliche Gehörknöchelchen gebraucht, wie es bei Sauropsiden vorhanden ist. Hier besteht es aus einer Fussplatte (Operculum) und einem continuirlich aus dieser hervorgehenden Stil. Eine ähnliche Columella besitzen manche Urodelen; indessen ist dieselbe wahrscheinlich morphologisch nicht völlig homolog der Sauropsidencolumella. Bei manchen Urodelen fehlt der Stiel, und nur die Fussplatte ist vorhanden. Bei Rana endlich sind (was freilich vielfach nicht richtig erkannt worden ist) zwei getrennte Stücke vorhanden, von denen das längere stäbchenförmige Gebilde wahrscheinlich dem Stiel der Columella mancher Urodelen entspricht. Es geht demzufolge nicht gut an, die beiden Stücke der Raniden als Operculum und Columella zu bezeichnen, da sonst überall das Operculum einen Abschnitt der Gesammtcolumella darstellt. Aus diesem Grunde und weil die Amphibiencolumella wahrscheinlich der Sauropsidencolumella nicht völlig gleichwerthig ist, möchte ich den Namen Columella nur als functionellen Begriff gebrauchen und die einzelnen Theile der Columella mit besonderen Namen belegen. Für die Anuren schlage ich, wie gesagt, den Namen Plectrum für den stäbchenförmigen Theil vor.

Da die Retzius'sche Abbildung der Froschcolumella in andere Werke übergegangen ist, so mag besonders bemerkt sein, dass dieselbe nur das Plectrum darstellt, während das Operculum fehlt; an der Fussplatte des Plectrums ist irrthümlicher Weise ein kleiner Muskel angebracht. Die Richtung der *Pars externa* und des *Processus ascendens* entspricht ebenfalls nicht ganz dem normalen Verhalten der Theile in situ. — Ausführlich habe ich über die beiden Skeletstücke in meiner Arbeit über das Primordialcranium und den Kieferbogen von *Rana fusca* gehandelt (1893).

B. Die Paukenhöhle (*Cavum tympani*).

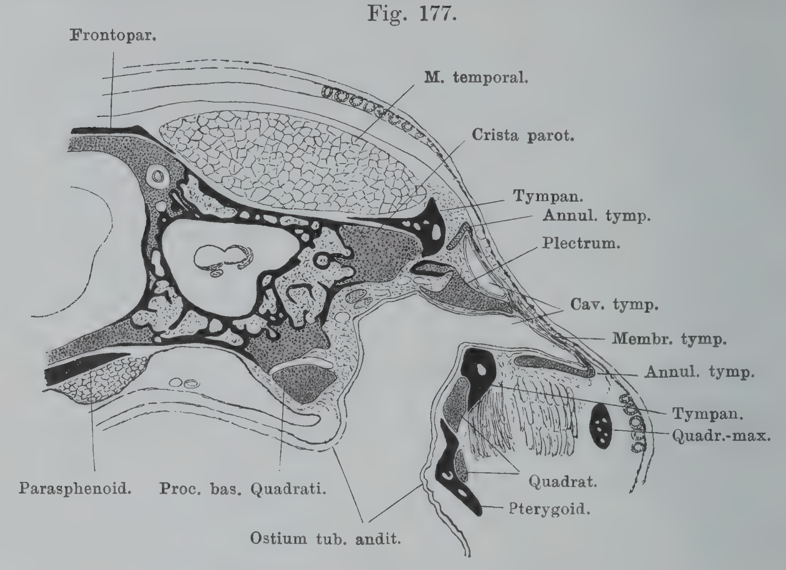
B. Die Paukenhöhle (Cavum tympani).

Die Paukenhöhle ist ein grosser mit Schleimhaut ausgekleideter Raum, der zur Seite der Ohrkapsel liegt und dicht unter der äusseren Haut durch das Trommelfell abgeschlossen wird. Mit der Rachenhöhle communicirt sie durch die etwas verengte, aber immer noch sehr weite, kurze, röhrenförmige *Tuba auditiva*, die sich durch das *Ostium pharyngeum* in die Rachenhöhle öffnet. Die Wände des tubo-tympanalen Raumes werden theils von Skelet-, theils von Weichtheilen (vorzüglich Muskeln) gebildet.

An der Paukenhöhle selbst sind zwei Abschnitte zu unterscheiden, ein äusserer und ein innerer. Der äussere liegt im Bereich des *Annulus tympanicus* und ist dementsprechend gestaltet, d. h. er besitzt die Form eines sehr flachen Trichters, dessen weite, nach aussen gekehrte Oeffnung durch das Trommelfell verschlossen wird, während die kleinere Oeffnung medialwärts blickt und aus dem äusse-

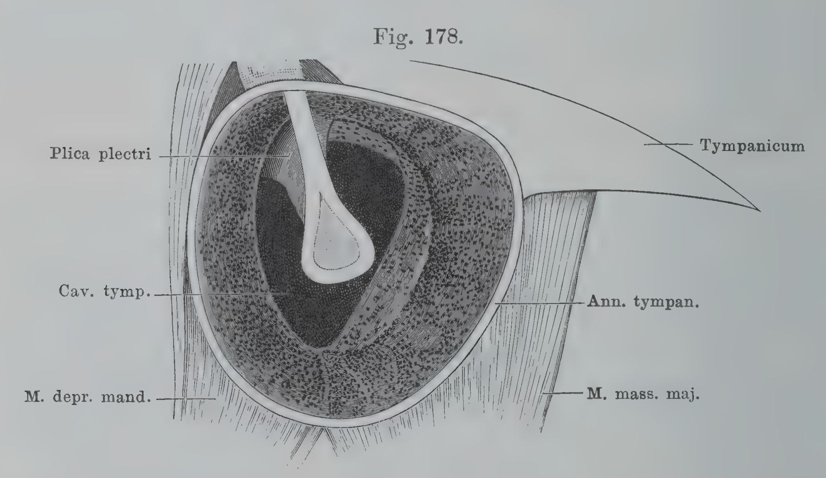
ren Paukenhöhlenabschnitt in den inneren führt. Diese innere Oeffnung besitzt aber nicht die rundliche Form, die sie am isolirten *Annulus tympanicus* zeigt, sondern wird von vorn her sehr beträcht-

Fig. 177.



Schnitt durch die Paukenhöhle von Rana esculenta. Vergr. 4 mal.

Fig. 178.



Aeusserer Theil der Paukenhöhle, durch Abtragung des Trommelfelles von aussen eröffnet, mit dem Plectrum, c. 10 mal vergrössert (vergl. Fig. 179).

lich durch den Längsarm des Tympanicum eingeengt und auf einen Spalt reducirt, der schräg von vorn-oben nach hinten-unten gerichtet ist. Das Tympanicum bildet somit die mediale Wand der vorderen Hälfte des äusseren Trommelhöhlenabschnittes (Fig. 178). Seinen late-

ralen Abschluss erhält der äussere Paukenhöhlenabschnitt durch das Trommelfell. Zu diesem zieht durch den äusseren Paukenhöhlenabschnitt hindurch die *Pars externa* des Plectrums, eingeschlossen in die vom Dach der Paukenhöhle herabhängende *Plica plectri*, die in ihrem genaueren Verhalten später geschildert wird.

Der knorplige *Annulus tympanicus* besitzt, wie schon im ersten Theil geschildert wurde, die Form eines flachen abgestutzten Trichters, dessen weite Oeffnung nach aussen und etwas aufwärts, und dessen engere Oeffnung einwärts und etwas abwärts blickt. Der Ring ist völlig in sich geschlossen, in seiner oberen Hälfte erheblich schmäler als in der unteren; sein äusserer scharfer, nach einwärts umgekrempter Rand, in dem das Trommelfell ausgespannt ist, liegt direct unter der Haut und ist mit dieser verwachsen. Dieser äussere Rand ist nicht genau kreisförmig, sondern in seiner vorderen oberen Partie etwas abgeflacht, entsprechend dem Verlauf des *Processus zygomaticus ossis tympanici*, mit dem dieser Theil des Ringes verbunden ist (Fig. 179). Die Befestigung des *Annulus tympanicus* mit der Umgebung ist eine sehr innige; in Betracht kommen als fixirende Theile vom Skelet: das Tympanicum und die *Crista parotica*, von Weichtheilen: der *M. depressor mandibulae*, der *M. masseter major*, sowie die *Fascia temporalis*, die *Fascia dorsalis* und die Fascie des *Depressor mandibulae*.

Der vordere Theil des Annulus liegt aussen vom Tympanicum in der Weise, dass etwa die vordere Hälfte seines Innenrandes mit dem Tympanicum fest verbunden ist. Und zwar haftet der vorderste Theil des Innenrandes am Vorderrand des Längsschenkels des Tympanicums, und von hier aus zieht der Innenrand oben wie unten über die Aussenfläche dieses Längsschenkels hinweg caudalwärts. Mit anderen Worten: der Längsschenkel des Tympanicums schiebt sich von vorn her medial von der inneren Oeffnung des *Annulus tympanicus* caudalwärts vor und verwandelt diese an sich kreisförmige Oeffnung zu einem schmalen schrägen Spalt (Fig. 178). Die obere Hälfte des Innenrandes des *Annulus tympanicus* geht von dem Längsschenkel des Tympanicums auf den hinteren Querschenkel desselben und von diesem an den lateralen Rand der knorpligen *Crista parotica* über, mit diesen Theilen ebenfalls fest verbunden. (Zwischen der *Crista parotica* und dem Annulus besteht bei jüngeren Thieren sogar ein continuirlich knorpliger Zusammenhang; bei älteren ist die Verbindung nur bindegewebig.) Der hintere Theil des Innenrandes des Annulus ist ohne Skeletbefestigung (Fig. 179). Die mediale Fläche des *Annulus tympanicus* dient zwei Muskeln zum Ursprung. Im Gebiet des vorderen unteren Quadranten (soweit derselbe über das Tympanicum nach vorn vorragt) entspringt hier die tiefe Portion des *M. masseter major*; im Gebiet des hinteren unteren Quadranten und noch etwas höher hinauf entspringt an der Innenfläche die tiefe Portion des *M. depressor mandibulae*. Beide Muskeln ziehen in entgegengesetzten Richtungen: der vordere nach vorn und abwärts, der hintere nach hinten und abwärts. Dass ihre Contraction einen spannenden Einfluss auf das Trommelfell ausübt, kann wohl keine Frage sein. Zwischen beiden Muskeln ist die Innenfläche der ventralen Hälfte des Annulus frei und liegt dem Tympanicum nur lose an.

Schliesslich dient der ganze äussere Rand des Annulus zur Anheftung von Fascien und wird auch durch diese gespannt erhalten. Am vorderen und ventralen Umfang befestigt sich der untere Abschnitt der *Fascia temporalis*, der

hinten in die Fascie des *M. depressor mandibulae* übergeht. Gerade unterhalb des ventralen Poles des Trommelfelles wird die Fascie von der *V. facialis* durchbohrt, die hier aus der Tiefe an die Haut dringt, um als *V. cutanea magna* weiter zu verlaufen (Theil II, S. 400, und Fig. 123 ebenda). Subfascial verläuft ausser der *V. facialis* noch die *A. temporalis* (Theil II, S. 306). Am oberen Umfang des *Annulus tympanicus* setzt der obere Abschnitt der *Fascia temporalis* an, der hinten in die *Fascia dorsalis* (mit den Ursprüngen des *M. rhomboideus anterior* und der *Pars superior* des *M. depressor mandibulae*) übergeht. Am hinteren Umfang endlich befestigt sich die Fascie, die den *Depressor mandibulae* bedeckt und die oben in die *Fascia dorsalis*, und am ventralen Umfang des Annulus in die *Fascia temporalis* übergeht. (In Fig. 179 sind die Fascien an der Peripherie des Annulus abgeschnitten und entfernt.)

Entsprechend dem oben geschilderten Communicationsspalt ist nun auch der ganze innere Abschnitt der Paukenhöhle in der Hauptsache gestaltet. Er stellt also einen Raum dar, der in der Richtung von vorn nach hinten abgeflacht ist und sich so von lateral hinten nach medial vorn gegen die Aussenwand der Ohrkapsel hin erstreckt. Seine Wände besitzen verschiedene Länge; der Schrägstellung des Trommelfells entsprechend ist die dorsale Wand die kürzeste. Die hauptsächlichsten Begrenzungen sind: hinten der *M. depressor mandibulae*, die *Mm. cucullaris* und *petrohyoidei*, dazu das *Cornu principale* des Zungenbeines mit dem *M. subhyoideus*, endlich die *Pars ossea plectri*; dorsal die Unterfläche der *Crista parotica*, vorn das Tympanicum, das Quadratum und der *M. temporalis*; medial die Ohrkapsel. Ventralwärts verengt sich der Raum zu der kurzen röhrenförmigen *Tuba auditiva*, an deren Begrenzung auch noch das Pterygoid Antheil gewinnt. Schliesslich gehen von dem Hauptraum noch ein *Recessus posterior* und ein *Recessus medialis* aus.

Die hintere Schleimhautwand der inneren Abtheilung der Paukenhöhle steht quer vertical, etwas schief, so dass ihre Hinterfläche zugleich etwas medialwärts blickt. Die beträchtlich dicke Schleimhaut ist mit den hinter ihr befindlichen Muskeln nur lose verbunden und zum Theil durch Lymphräume von ihnen getrennt. In Betracht kommen besonders der *M. depressor mandibulae*, *M. cucullaris* und die *Mm. petrohyoidei*; an der *Tuba auditiva* gesellt sich noch das *Cornu principale* des Zungenbeins mit dem *M. subhyoideus* hinzu. Ausserdem zieht oben an der Hinterwand der Paukenhöhle die *Pars ossea plectri* entlang, ohne jedoch die Schleimhaut gegen das Lumen der Höhle vorzubuchten.

Unterhalb der *Pars ossea plectri* zieht der *N. hyomandibularis* an der Hinterwand der Paukenhöhle nach aussen und abwärts. — Lateral von *M. cucullaris* liegt die Thymus, somit auch nahe der hinteren Paukenhöhlenwand. — Von

Lymphräumen kommen in Betracht: der *Recessus posttympanicus* des *Sinus basilaris* (Theil II, S. 503), der von der medial hinteren Ecke des *Ostium tubae auditivae* an der Hinterwand der Paukenhöhle bis zur *Crista parotica* emporreicht. Die *Pars ossea plectri* liegt in ihm. Ferner: der *Sinus ceratohyoideus* (Theil II, S. 504), zwischen dem *Cornu principale* des Zungenbeines und dem *M. subhyoideus* einerseits und der Schleimhaut andererseits; endlich der *Recessus posttympanicus* des *Sinus subscapularis* (Theil II, S. 516), der hinter dem lateralen Theil der Paukenhöhlenhinterwand aufwärts dringt und die *Mm. petrohyoidei* von der Schleimhaut trennt.

Vom hinteren Umfang der Paukenhöhle geht ein ziemlich umfänglicher *Recessus posterior* aus und stülpt sich medial vom hinteren Theil des *Annulus tympanicus* nach hinten, an den medialen Umfang der *Pars articularis Quadrati* und der beiden dieselbe bedeckenden Knochen (Tympanicum und Pterygoid). Er endet hinten blind.

Im Gegensatz zu der Hinterwand wird die Vorderwand der Paukenhöhle von festen Skelettheilen gebildet, an die sich die Schleimhaut innig anlegt. Vom hinteren Rande des Längsschenkels des Tympanicum aus geht die Schleimhaut an die Hinterfläche des Körpers des Palatoquadratums und überzieht diese.

Auch das Dach der Paukenhöhle ist ein festes, es wird gebildet von der *Crista parotica*, an die sich die Schleimhaut eng anlegt.

Medialwärts dehnt sich die Schleimhaut bis an die Ohrkapsel aus, und zwar an die vordere Hälfte der Seitenwand, vor der *Fossa fenestrae vestibuli.* Hier bildet die Paukenhöhle sogar einen besonderen *Recessus medialis*, einen blinden Zipfel, der sich dorsal von dem *Processus basalis* des Palatoquadratums, zwischen dem Körper des Quadratums und der vorderen Ohrkapselwand ziemlich weit medialwärts vorschiebt. Sein medial-caudaler Umfang legt sich an die Ohrkapsel an, sowie an den *N. hyomandibularis* und die *V. jugularis interna*, die hier verlaufen; sein vorderer Umfang blickt gegen den *M. temporalis.*

Die Schleimhaut der Paukenhöhle besitzt somit zu dem Operculum gar keine Beziehung, sondern bleibt weit von demselben entfernt; auch die ganze *Pars ossea* des Plectrums liegt nur hinter der Paukenhöhle. Dagegen drängt sich die *Pars externa* des Plectrums vom hinteren Theil der oberen Paukenhöhlenwand in den Raum der Paukenhöhle vor und bildet so eine Schleimhautfalte, die schon oben (S. 740) als *Plica plectri* bezeichnet wurde. Sie besteht naturgemäss aus zwei Schleimhautlamellen, die am freien Faltenrand in einander

übergehen. Die Plica besitzt dreieckige Form: die eine (obere) Seite wird gebildet durch die Wurzel der Falte am Dach der Paukenhöhle (*Crista parotica* und oberer Theil des *Annulus tympanicus*), die zweite entspricht dem Abgang der Falte am Trommelfell, die dritte wird durch den freien Rand der Falte gebildet, in der die *Pars externa plectri* liegt. In dem Bindegewebe, das die Plica erfüllt, liegt ausser der *Pars externa plectri* noch der *Processus ascendens Plectri*, sowie die *V. tympanica superior* (Fig. 123 auf S. 400 des zweiten Theiles), die in der Mitte des Trommelfells entsteht und in der *Plica plectri* dorsal von dem Plectrum selbst medialwärts zur *V. jugularis interna* verläuft.

Die Befestigungslinie der *Plica plectri* am *Annulus tympanicus* ist sehr schmal, die am Trommelfell etwas breiter (Fig. 178); die letztere ist schon am unverletzten Trommelfell von aussen her gut erkennbar (Fig. 179). Es ist somit der Schleimhautüberzug des Trommelfells entsprechend der Anheftungslinie der *Plica plectri* unterbrochen.

Als *Tuba auditiva* wird der kurze röhrenförmige Abschnitt des tubotympanalen Raumes bezeichnet, der zur dorsalen Rachenwand herabsteigt und sich in diese, im seitlichen Theil des hinteren Rachengebietes mittelst einer grossen runden Oeffnung, *Ostium pharyngeum tubae auditivae*, öffnet (Fig. 6 auf S. 13). Die Umwandung dieses Abschnittes geschieht medial, vorn, und lateral durch das Palatoquadratum und das Pterygoid; letzteres begrenzt speciell das *Ostium tubae*. Vom Quadratum kommen in Betracht der lateral-caudale Rand des *Processus basalis*, der abgerundete Winkel, in dem dieser Fortsatz in die *Pars articularis* des Quadratums übergeht, und der vorderste Theil der *Pars articularis* selbst. An diesen Theilen ist die Schleimhaut fest angewachsen. Dagegen ist sie am hinteren Umfang der Tuba und ihres *Ostium pharyngeum* nur locker mit den hier befindlichen Theilen (*Cornu principale cartilaginis hyoideae*, *M. subhyoideus*, *Mm. petrohyoidei*) verbunden. Der *Recessus posttympanicus* des *Sinus basilaris* (im medial-hinteren Winkel), der *Sinus ceratohyoideus* (in der Mitte) und der *Recessus posttympanicus* des *Sinus subscapularis* (im lateral-hinteren Winkel) trennen auch hier die Schleimhaut von der Umgebung.

Bau der Schleimhaut der Paukenhöhle.

Bau der Schleimhaut der Paukenhöhle.

Die Schleimhaut der Paukenhöhle besitzt an den einzelnen Partien verschiedene Dicke. Am dicksten ist sie da, wo sie sich an Muskeln anlegt, von diesen aber durch Lymphräume getrennt wird, somit grössere Selbstständigkeit

besitzt, vor Allem also an der Hinterwand. Dagegen ist sie dünn an den Stellen, die sich mit Skelettheilen fest verbinden. (Das Verhalten der Schleimhaut zum Trommelfell wird bei diesem geschildert werden.) Das Epithel ist ähnlich dem der Mundhöhlenschleimhaut ein mehrschichtiges Epithel mit Flimmer- und Becherzellen in der obersten Lage. Unter ihm folgt eine dünne zellreiche Bindegewebslage mit sehr reichlicher Entwickelung der Blutcapillaren. Im Gebiet des *Annulus tympanicus* enthält dieselbe zugleich sehr zahlreiche verästelte Melanophoren, die das schwarz marmorirte Aussehen dieser Partie bedingen (Fig. 178). Diese subepitheliale Lage geht unmittelbar in das Perichondrium resp. Periosteum der Skelettheile über, an die sich die Schleimhaut anlegt; im Gebiet der übrigen mehr selbstständigen Schleimhautpartien folgt unter ihr noch eine dicke kräftige Bindegewebsschicht, die besonders an der Hinterwand stark entwickelt ist.

Gefässe der Schleimhaut. Die Paukenhöhlenschleimhaut ist ein Gebiet, in dem sich die *A. cutanea magna* vertheilt, und das somit hochvenöses Blut erhält. Das Hauptgefäss, das in Frage kommt, ist der *R. tympanicus posterior* aus der *A. auricularis* (Theil II, S. 288), dazu kommt ein *R. tympanicus inferior*, ebenfalls aus der *A. auricularis*, und schliesslich eine *A. tympanica anterior*. Letztere entspringt aus dem Uebergang der *A. auricularis* in die *A. temporalis* (Theil II, S. 309). Die Venen gehen in die *V. jugularis interna* (*V. tympanica superior*, Theil II, S. 394) und in die *V. cutanea magna* (*V. infratympanica*, Theil II, S. 402).

Zur Function der Paukenhöhle. Die Bedeutung der Paukenhöhle liegt einmal darin, dass durch sie eine schwingungsfähige Membran gebildet wird, das Trommelfell, durch welches Schallwellen aufgenommen und dem Plectrum übertragen werden können. Ausserdem aber besitzt die Paukenhöhle aller Wahrscheinlichkeit nach noch eine besondere Bedeutung für die Respiration. Aus der Versorgung der Schleimhaut durch einen Ast der *A. cutanea magna*, die hochvenöses Blut führt, darf erschlossen werden, dass ein Theil des respiratorischen Gaswechsels, der thatsächlich im Gebiete der Mundrachenhöhle stattfindet, im Gebiet der Paukenhöhle erfolgt (S. 23; sowie Theil II, S. 290). Dass die Luft bei jeder respiratorischen Schluckbewegung auch in die Paukenhöhle gepresst wird, folgt daraus, dass beim Schluckact das Trommelfell nach aussen getrieben wird (S. 203). Wie schon S. 23 bemerkt, besitzt die respiratorische Function der Paukenhöhle bei den Fröschen ein besonderes Interesse noch darum, weil der Raum, um den es sich handelt, aus der Hyomandibularspalte hervorgeht. Die letztere zeigt also hier eine Function, die sie schon bei der Mehrzahl der Fische aufgegeben hat.

C. Das Trommelfell (*Membrana tympani*).

C. Das Trommelfell (Membrana tympani).

Das Trommelfell ist eine fast runde Membran von 4 bis 5 mm Durchmesser, die in dem äusseren Rande des knorpligen *Annulus tympanicus* ausgespannt ist. Entsprechend der Form des Annulus ist ihr Umriss nicht kreisrund, sondern vorn und oben etwas abgeflacht. Ihr sagittaler Durchmesser ist mit seinem vorderen Ende etwas medialwärts, der verticale Durchmesser mit seinem unteren Ende lateralwärts gerichtet, so dass er mit der Horizontalen einen Winkel von

etwa 67° bildet (Moldenhauer). Sie ist von der äusseren Haut überzogen, die in diesem Gebiete etwas verdünnt ist und am Rande des Annulus fester haftet als an der Aussenfläche des Trommelfelles selbst, von der sie leicht abpräparirt werden kann.

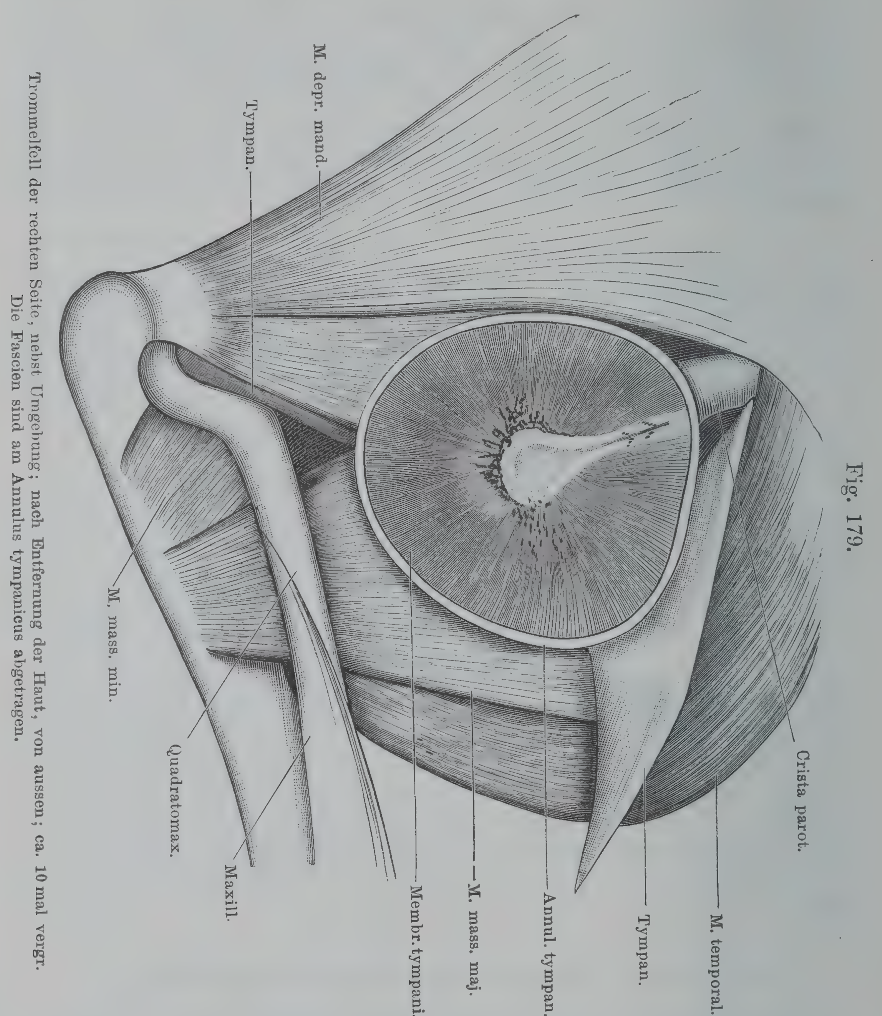


Fig. 179. Trommelfell der rechten Seite, nebst Umgebung; nach Entfernung der Haut, von aussen; ca. 10 mal vergr. Die Fascien sind am Annulus tympanicus abgetragen.

Aeusserlich betrachtet setzt sich die Gegend des Trommelfelles (hinter dem Auge) gegen die Haut der Umgebung durch einen niedrigen ringförmigen Wall ab, den Moldenhauer (1878) als Grenzwall bezeichnet. Unmittelbar innerhalb des Walles sinkt, wie Moldenhauer weiter richtig beschreibt, die Trommelfellfläche leicht ein und erhebt sich in geringerem Grade erst wieder in der Nähe des Centrums

in einem dreieckigen oder rundlichen Bezirke, sowie in der Richtung einer Linie, welche von der oberen Spitze dieses Dreiecks dorsalwärts und mit geringer Neigung nach hinten zieht (Ansatz des Plectrums und der *Plica plectri*). Auch in der Farbe ist die Trommelfellgegend meist deutlich unterschieden, theils durch stärkere Pigmentirung des Grenzwalls und durch verschiedenartige Vertheilung der Pigmentflecke und -streifen, theils durch Modificationen der Grundfarben. Durch ihre vermehrte Spannung und Glätte erhält die Haut der Trommelfellgegend einen sie von der übrigen Kopfhaut auszeichnenden Glanz (Moldenhauer).

Nach Entfernung der Haut präsentirt sich das Trommelfell als eine dünne, aber feste durchscheinende helle Membran von der Form des äusseren Annulusumfanges (Fig. 179). In ihrer Mitte findet sich ein abgerundet-dreieckiger dicht-weisser Fleck (Ansatz des Plectrums), dessen Centrum etwas dichter ist als die Peripherie. Von ihm aus steigt eine weisse Linie nach oben und etwas nach hinten auf: die Insertionslinie der *Plica plectri* am Trommelfell. In dieser Linie ist oft noch als feiner röthlicher Strich ein Gefäss erkennbar. Das helle Centrum ist meist von einem Kranz von Pigmentzellen umgeben. Der übrige Abschnitt der Membran ist gleichmässig durchscheinend, doch erscheint der centrale Theil etwas dunkler als der periphere, weil unter ihm die Paukenhöhle sich medialwärts vertieft, während unter dem peripheren Theil des Trommelfelles der flache äussere Paukenhöhlenabschnitt liegt. Hier sieht man oft die Pigmentzellen der Schleimhaut des *Annulus tympanicus* durchschimmern. Auch in dem peripheren Gebiet des Trommelfelles sind manchmal feine Gefässchen erkennbar, die nahe der Peripherie unter einander anastomosirend einen Ring bilden und von hier aus radiär gegen das Centrum der Membran zusammenlaufen. Ausserdem lässt die Membran meist an der Peripherie und in der Umgebung des Centrums eine feine radiäre Streifung erkennen.

Das Trommelfell ist am äusseren Rande des *Annulus tympanicus* befestigt, der, wie schon erwähnt wurde, etwas nach einwärts umgekrempt ist. Durch den *M. masseter major*, sowie den *M. depressor mandibulae*, die beide mit einer Portion am Annulus ansetzen, kann die Spannung des Trommelfelles vermehrt werden.

Bau des Trommelfelles.

Das Trommelfell im engeren Sinne besteht streng genommen nur aus einer eigenen Membran (*Lamina propria*), die aber aussen wie innen einen Ueber-

zug erhält: aussen durch die Haut, innen durch die Scheimhaut der Paukenhöhle. Somit ist die Membran als Ganzes dreischichtig (*Couche cutanée, Couche moyenne, Couche interne*; D. Bertelli). Die *Lamina propria*, die die Grundlage der ganzen Bildung darstellt, ist eine bindegewebige Membran, die in der Mitte am dicksten ist und sich nach aussen hin verdünnt, um an der Peripherie wieder dicker zu werden. Am dünnsten ist sie in der unteren Hälfte. Sie ist am freien Rand des *Annulus tympanicus* befestigt. Von diesem scharfen Rande des *Annulus tympanicus* beginnt die Membran mit einer mehrfachen Lage von länglichen fasrigen, mit stäbchenförmigen Kernen versehenen Elementen, die schon von Leydig (1857) als glatte Muskelzellen angesprochen worden sind. Auch Eberth, Moldenhauer und Retzius schliessen sich dieser Auffassung an, die nach dem Schnittbild berechtigt erscheint (Isolationspräparate habe ich nicht angefertigt). Die glatten Muskelzellen bilden am Rande des Trommelfelles einen Ring, sie strahlen radiär gegen den mittleren, in der Hauptsache fibrösen Theil der Membran ein, der sich somit wie die Sehne des Muskels (*Centrum tendineum*) verhält. Die radiären Muskelfasern müssen im Sinne einer Spannung des Trommelfelles wirken (Leydig). Uebrigens fehlen die Muskelzellen auch im mittleren Theil der Membran nicht.

Die Verbindung des Plectrums mit dem Trommelfell erfolgt in folgender Weise. Das etwas verdickte Ende des äusseren knorpligen Abschnittes des Plectrums legt sich an die Innenfläche der *Membrana tympani* an, die hier sehr erheblich verdickt ist. Diese Verdickung kommt zu Stande durch eine besondere Gewebsschicht, die hier der Innenfläche der Membran anliegt, und in die das Perichondrium des äusseren Plectrumabschnittes übergeht. Das Gewebe ist sehr zellreich, von derben Fasern durchzogen und nimmt in Hämatoxylin einen stärker violetten Ton an als gewöhnliches Bindegewebe. Das verdickte Ende des Plectrums drückt sich gewissermaassen von innen her in das geschilderte Polster ein und ist mit ihm durch das Perichondrium verbunden.

In dem Bindegewebe und in der Musculatur des Trommelfelles finden sich Netzwerke feiner und feinster elastischer Fäserchen (Moldenhauer).

Die Haut über dem Trommelfell ist verdünnt, zeigt aber auch in den einzelnen Gebieten etwas verschiedene Dicke. Ueber der Insertion des Plectrums und der *Plica plectri* ist sie am dicksten, ausserhalb dieser Partien sehr dünn, am Grenzwall verdickt sie sich wieder. Sie lässt alle Schichten der normalen Haut erkennen: Epithel, Corium, subcutanes Gewebe. An der Epidermis ist ein einschichtiges *Stratum corneum* und ein mehrschichtiges *Stratum germinativum* unterscheidbar. Die Zahl der Schichten ist je nach der Dicke der genannten Haut verschieden, nimmt also von der Peripherie aus gegen das Centrum ab, um im Centrum selbst wieder grösser zu werden. Die oberen Schichten sind bei *Rana esculenta* stark mit körnigem Pigment erfüllt, auch Melanophoren werden in der Epidermis getroffen. Unter der Epidermis folgt das Corium, bestehend aus dem homogenen subepidermalen Grenzsaum, dem mit Pigmentzellen erfüllten sehr dünnen *Stratum spongiosum* und dem dickeren *Stratum compactum*. Drüsen sind im Trommelfell spärlich vorhanden, am reichlichsten noch oberhalb der Insertion des Plectrums, entsprechend der *Plica plectri*. Sie sind sehr klein, vom Typus der alveolären Schleimdrüsen. Das *Stratum compactum*, aus den bekannten horizontalen Faserlagen mit perforirenden Bündeln gebildet, ist in der unteren Hälfte des Trommelfelles sehr dünn, in der Mitte und in der oberen Hälfte dicker. Das subcutane Gewebe ist ebenfalls verschieden dick; an der dünnen Partie des Trommelfelles sehr dünn, in der oberen Hälfte etwas dicker.

Es enthält Gefässe und verstreute verästelte Melanophoren. Sein Vorhandensein ermöglicht die verhältnissmässig leichte Trennung der Haut von dem Trommelfell.

Der Schleimhautüberzug des Trommelfelles besteht aus einer dünnen Bindegewebsschicht, die zahlreiche Gefässe und in der Umgebung des Plectrumansatzes auch Melanophoren enthält. An letzterer Stelle, sowie in der Gegend des Ansatzes der *Plica plectri* ist die Schicht am dicksten, während sie in der unteren Hälfte am dünnsten ist. Das Epithel besteht an den dünnen Partien, besonders in der unteren Trommelfellhälfte, aus platten polygonalen Zellen, die in zwei Schichten liegen, an den dickeren Stellen werden die Zellen höher, cylindrisch und tragen Flimmern auf der freien Oberfläche.

Was die Gefässe des Trommelfelles anlangt, so kommt die *A. membranae tympani* aus der *A. tympanica posterior*, die ein Ast des *R. auricularis* der *A. cutanea magna* ist (Theil II, S. 288); die *V. tympanica superior* (Theil II, S. 394) beginnt ebenfalls als *V. membranae tympani* im Centrum des Trommelfelles aus radiären Zuflüssen und verläuft zur *V. jugularis interna*.

4. Zur Function des Labyrinthorganes.

4. Zur Function des Labyrinthorganes.

Das Labyrinthorgan besitzt eine acustische und eine nicht-acustische (statische) Function. Für beide werden nach den herrschenden, wenn auch nicht allgemein angenommenen Anschauungen ganz verschiedene Theile des Labyrinthorganes in Anspruch genommen, und da die nicht-acustische Function den drei *Cristae acusticae ampullarum* und den drei mit Otolithen versehenen Maculae: *Macula recessus utriculi*, *M. sacculi*, *M. lagenae* zugeschrieben wird, so blieben für die acustische Function nur die *Papilla basilaris* und die *Macula neglecta* übrig. Es kann indessen eine Betheiligung auch der Cristae und der Otolithenapparate an der Hörfunction noch nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden.

Was zunächst die acustische Function anlangt, so ist über die Ausbildung derselben beim Frosch Genaueres nicht bekannt. Dass sie überhaupt vorhanden ist, und zwar in guter Entwickelung, ist zweifellos. Das Vorhandensein des Trommelfelles und der Columella, sowie der Umstand, dass die Frösche selbst eine Stimme erzeugen, beweisen das unzweideutig. Die Betheiligung der *Papilla basilaris* an der acustischen Function wird durch vergleichend-anatomische Erwägungen sichergestellt: die *Papilla basilaris* ist diejenige Nervenendstelle, aus der bei den Säugern das zweifellos acustische Organon Corti hervorgeht. Aus der Analogie des Baues kann dann auch auf eine acustische Function der *Macula neglecta* geschlossen werden: auch auf dieser lagert eine einfache Deckmembran (*Membrana tectoria*) wie auf der *Papilla basilaris*, und ferner besitzt auch die *Pars neglecta*, wie die *Pars basilaris*, eine sehr feste dicke Wandung, die nur an einer circumscripten Stelle, nämlich da, wo sich ein Theil des perilymphatischen Raumes ihr anlegt, stark verdünnt ist. [Für die Fische hat schon Breuer (1891) ausgesprochen, dass, wenn dieselben thatsächlich hören — was allerdings bisher nicht sichergestellt ist, — für die Hörfunction nur die *Macula neglecta* in Betracht komme, da eine *Papilla basilaris* bei den Fischen nicht existirt und die sechs anderen Nervenendstellen wahrscheinlich der nicht-acustischen Form dienen.]

In welcher Weise die Schallschwingungen zu der *Macula neglecta* und der *Papilla basilaris* gelangen, wurde schon oben discutirt: am wahrscheinlichsten ist es, dass die Bewegungen der Perilymphe, die im *Spatium sacculare cavi peri-*

lymphatici erzeugt werden, sich der Endolymphe des Sacculus mittheilen, und dass die Endolymphwellen sich aus dem letzteren direct in die *Pars basilaris* und die *Pars neglecta* fortsetzen. Die verdünnten Wandpartien der beiden letztgenannten Abschnitte würden dann als nachgiebige schwingungsfähige Wandstrecken Bedeutung haben, aber nicht, wie es zuerst scheinen könnte, zur Uebertragung der Perilymphwellen auf die Endolymphe dienen.

Der Umstand, dass die Schwingungen des Trommelfelles durch das Plectrum und das *Spatium sacculare cavi perilymphatici* zuerst dem Sacculus mitgetheilt werden müssen, verdient Beachtung vom Standpunkt der Annahme einer nicht-acustischen Function des Sacculus. Es muss fraglich bleiben, ob die im Sacculus erzeugten Bewegungen der Endolymphe auf die *Macula sacculi* wirklich wirkungslos bleiben, vielleicht durch den sehr grossen Otolithen, oder ob sie nicht doch auch hier zur Perception gelangen. Dieselbe Frage erhebt sich für die Lagena, in die die Endolymphwellen des Sacculus sich ebenso fortsetzen müssen, wie in die *Pars neglecta* und die *Pars basilaris*. Weniger wahrscheinlich ist, dass auch zur *Macula recessus utriculi* und zu den drei *Cristae ampullarum* die Bewegungen sich fortsetzen werden. Jedenfalls ist ganz berechtigt die Frage von Hensen (1893): „Hier (bei den Fröschen) ist aber schon der acustische Zuleitungsapparat nicht erheblich viel schlechter als bei den Vögeln entwickelt; sollte das nur zu Gunsten des kaum im Werden begriffenen Schneckenanhangs geschehen sein?"

Was die nicht-acustische, statische Function des Labyrinthorganes betrifft, so werden die drei Bogengänge und die drei Otolithenapparate als Träger einer solchen aufgefasst. Die anatomischen Verhältnisse, aus denen jene Function erklärt wird, liegen beim Frosch principiell ebenso, wie bei den anderen Wirbelthieren; die Experimente, die zu ihrer Erkenntniss geführt haben, sind aber nur zum Theil an Fröschen angestellt worden, in der Hauptsache jedoch an anderen Wirbelthieren, speciell Tauben, und auch Erfahrungen an Wirbellosen und an Menschen haben in der Discussion eine sehr wichtige Rolle gespielt. Jede auch nur einigermaassen eingehende Darstellung des Gegenstandes müsste somit auch die an den anderen Formen gewonnenen Resultate mit berücksichtigen, wozu hier nicht der Ort ist. Immerhin ist eine kurze Hervorhebung der hauptsächlichsten theoretischen Punkte, sowie der wichtigsten am Frosch gefundenen Versuchsergebnisse nicht zu umgehen. Für die Literatur sind die wichtigsten Quellen das umfangreiche Werk von Stein (1894) und die sehr vollständige und übersichtliche Zusammenstellung von Stern (1895).

Die Arbeit von Goltz (1870), durch die das Problem von der nicht-acustischen Function des Labyrinthorganes in Fluss gebracht wurde, basirt zum Theil auf Versuchen an Fröschen, und ist somit aus doppeltem Grunde hier zu erwähnen. Goltz zeigte, dass nach Durchschneidung der *Nn. acustici* oder Entfernung der ganzen Labyrinthe bei Fröschen die Erhaltung des Gleichgewichtes beeinträchtigt ist. Wurde die Operation nur auf einer Seite ausgeführt, so war das Gleichgewicht nur vorübergehend gestört. Weitere Versuche, bei denen nach dem Vorgange von Flourens Entfernungen der Bogengänge bei Tauben vorgenommen wurden, ergaben ebenfalls Störungen, bei denen Verlust des Gleichgewichtes als das wesentlichste Moment erschien, und führten Goltz zu dem Schluss: „Ob die Bogengänge Gehörorgan sind, bleibt dahingestellt. Ausserdem aber bilden sie eine Vorrichtung, welche der Erhaltung des Gleichgewichts dient. Sie sind so zu sagen Sinnesorgane für das Gleichgewicht des Kopfes und mittelbar des ganzen Körpers."

Seitdem ist durch ausgedehnte Untersuchungen an Vertretern fast aller

Wirbelthierclassen und an Wirbellosen die Lehre von der statischen Function des Labyrinthes nach verschiedenen Richtungen hin erweitert worden.

Zunächst ist diese Function selbst genauer definirt worden. Die Anschauung, die sich dabei ergeben hat, geht dahin, dass das Labyrinth die Fähigkeit besitzt, in bestimmter Weise beeinflusst zu werden: 1. durch Drehungen (Winkelbeschleunigungen) des Kopfes, 2. durch die jeweilige Lage des Kopfes im Raum, 3. durch geradlinige progressive (translatorische) Bewegung, 4. nach Ewald (1894) sogar durch alle Bewegungen und Erschütterungen des Kopfes. — Insofern als die durch diese Momente ausgelösten Erregungen zur Perception gelangen und eine Vorstellung der genannten Bewegungen und Haltungen vermitteln, besitzt das Labyrinth die Bedeutung eines besonderen Sinnesorganes; die ganze Perceptionsgruppe, der es dient, wird von Breuer als statischer Sinn bezeichnet. Dieser Vorstellung von dem statischen Sinne wird vielfach widersprochen.

Daneben hat Ewald (1894) ausführlich die Ansicht begründet, dass eine permanente Beziehung zwischen dem Labyrinth und der willkürlichen Musculatur des ganzen Körpers bestehe. Jedes Labyrinth steht mit sämmtlichen Muskeln durch Vermittelung des Centralnervensystems in Verbindung und unterhält fortwährend den Ohrtonus der Musculatur. Die Wirkung jedes Labyrinthes auf die einzelnen Muskelgruppen ist verschieden stark. Der Ohrtonus ermöglicht den normalen Gebrauch der Musculatur mit ihrer grossen Präcision; seine Steigerung führt zur Muskelzusammenziehung, sein Fehlen bewirkt zwar keine Lähmung, erschwert aber das Zustandekommen der Contraction und schädigt ihre Präcision. Die Störungen im Gebrauch der Musculatur, die nach Fortfall der Labyrinthe auftreten, sind Ausfallserscheinungen. Ewald bezeichnet daher die für die genannte Function in Betracht kommenden Theile (Bogengänge und Otolithenapparate) als Tonuslabyrinth, im Gegensatz zu dem Hörlabyrinth (das beim Frosch durch die *Pars basilaris* und die *Pars neglecta* repräsentirt wäre).

Die theoretische Ueberlegung, sowie praktische Erfahrungen haben ferner zu dem Schluss geführt, dass ausser den von Goltz allein beachteten drei Bogengängen auch die drei Otolithenapparate als Sitz der statischen Function in Betracht kommen, und dass die specielle Art der Function beider Apparate verschieden ist. Ein gemeinsames Merkmal, das auf die statische Function hinweist, ist, dass die drei Apparate beider Gruppen in drei annähernd auf einander senkrechten Ebenen angebracht sind. Dadurch erscheinen sie zur Orientirung im Raume besonders geeignet.

a) Function der Bogengänge.

Während Goltz die Function der Bogengänge darin sah, dass sie die verschiedenen Haltungen des Kopfes zur Perception bringen, haben gleichzeitig (1874) Mach, Breuer und Crum Brown die Ansicht begründet, dass die Bogengänge Organe sind, die bei allen Drehbewegungen des Kopfes (Winkelbeschleunigungen) in bestimmter Weise beeinflusst werden: durch die Endolymphe werden bei Kopfdrehungen die Haare der *Cristae ampullarum* in bestimmter Weise (wahrscheinlich indem Strömungen der Endolymphe entstehen) erregt, und diese Erregungen werden von den Ampullarnerven aufgenommen und weiter geleitet. Die in drei Ebenen liegenden Canäle zerlegen dabei die Kopfdrehungen gewissermaassen in drei ihnen parallele Componenten, und jede derselben wirkt entsprechend ihrer Grösse auf das ihr parallele häutige Canalpaar (Ewald). Zur Erklärung des von den Cristae ausgeübten Tonus nimmt Ewald an, dass die Cristahaare (Tonushaare) sich in permanenter activer Bewegung (ähnlich den Flimmerepithelien) befinden; dadurch müssen permanente Endolymphströmungen

erzeugt werden, die durch die verschiedenen Kopfdrehungen entweder verstärkt oder gehemmt werden, und daraus wieder muss eine Verstärkung oder Verminderung des Ohrtonus resultiren.

b) Function der Otolithenapparate.

Als Function der Otolithenapparate betrachtet Breuer (1891): 1. Wahrnehmung der Lage des Kopfes und des Gesammtkörpers zur Verticalen, 2. Wahrnehmung geradliniger translatorischer (progressiver) Bewegungen; — Ewald (1894) fügt hinzu: 3. Wahrnehmung einer jeden Bewegung und Erschütterung des Kopfes.

Für das Verständniss dieser Functionen kommt nach Breuer Folgendes in Betracht. Die Haare der Haarzellen der Maculae sind nicht gerade, senkrecht auf der Epithelplatte, sondern biegen nach kurzem Verlaufe ab und liegen dann parallel der Macula in der gelatinösen Substanz, die mit den Otolithen beschwert ist. Denkt man sich eine so beschwerte Platte horizontal, so wird der Schwerdruck der Otolithen senkrecht auf ihre Fläche wirken; wird sie geneigt, so muss entsprechend dem Winkel der Neigung die Schwere der Otolithen auf die Schleim- und Haarplatte einen seitlichen Zug ausüben, welcher bei verticaler Stellung derselben sein Maximum erreicht. Da die Haare der Zellplatte gegen die Mitte der Otolithenscheibe hin convergiren, so muss der Zug oder Druck der als ein einheitliches Ganzes gravitirenden Scheibe die beiden Hälften der Zellhaare im entgegengesetzten Sinne beeinflussen, die einen in der Richtung ihres Verlaufes, die anderen gegen ihre Richtung zu verzerren oder zu drücken suchen. Damit die Schwere der Otolithenscheibe in der angegebenen Weise auf die Zellhaare wirken kann, muss sie auf der Macula einer geringen Verschiebung fähig sein. Der Otolith der *Macula lagenae* besitzt beim Frosch eine bestimmte Gleitrichtung: er kann sich nur in dorso-ventraler Richtung verschieben, da in dieser die Macula eben ist, während sie in der darauf senkrechten Richtung stark concav gekrümmt ist. Die *Macula recessus utriculi* und die *Macula sacculi* sind eben (die *Macula recessus utriculi* horizontal, die *Macula sacculi* vertical gelagert), so dass eine bestimmte Gleitrichtung nicht angegeben werden kann, doch ist zu vermuthen, dass Verschiebung des Otolithen nur in einer Richtung percipirt werde. Da die drei Otolithenapparate ebenso wie die Bogengänge im Raum orientirt sind, also in drei auf einander senkrechten Ebenen stehen: die *Macula recessus utriculi* in der Ebene des lateralen („horizontalen“), die *Macula sacculi* in der des vorderen („sagittalen“) und die *Macula lagenae* in der des hinteren („frontalen“) Bogenganges, so werden bei jeder Haltung des Kopfes bestimmte Otolithen (beider Labyrinthorgane) in bestimmter Weise verschoben werden, es wird also eine ganz bestimmte Combination von Erregungen ausgelöst werden. So werden die drei Otolithenapparate befähigt, ihre Lage im Raum, und somit auch die des Kopfes, in dem sie sich befinden, zur Kenntniss zu bringen. — In dem Verhalten der Otolithen zu den Haaren der Macula liegt auch eine Einrichtung vor, die geeignet sein wird, durch eine geradlinige translatorische Beschleunigung beeinflusst zu werden: eine solche wird den Otolithen eine in Bezug auf ihre Unterlage entgegengesetzte Beschleunigung ertheilen. Die Frage, wie dann die beiden verschiedenen Momente, die dieselben Wirkungen auf die Nervenendstellen (Zug oder Druck auf die Haare) hervorbringen, als etwas Verschiedenes gedeutet werden, beantwortet Breuer dahin, dass, wenn die Gravitationswirkung der Otolithen auf die Macula durch eine Lageveränderung des Kopfes bewirkt wird, sich diese Empfindung mit einer Rotationsempfindung (durch die

Cristae ampullarum) combinirt, da der Kopf dabei um eine Axe gedreht wird. Letztere fällt fort, wenn es sich um translatorische Beschleunigung handelt.

Auch die Sinneshaare unter den Otolithen wirken nach Ewald als Tonushaare, d. h. sie müssen sich in beständiger Erregung (flimmernder Bewegung) befinden und so zum Ohrtonus der Musculatur beitragen, der durch Bewegung der Otolithen verstärkt wird.

Soviel über die Theorien. Was die am Frosch angestellten Versuche anlangt, so bestehen dieselben theils in Ausschaltungen des ganzen Labyrinthes, theils in Zerstörung einzelner Bogengänge (siehe Methoden, S. 726).

Ueber Durchschneidung des *N. acusticus* oder mehr oder minder vollständige Zerstörung des ganzen Labyrinthes berichten A. Tomaszewicz (1877), Schrader (1887), Breuer (1891), Schiff (1891), Girard (1892), Ewald (1892) u. A. Nach Ewald zeigen doppelseitig operirte (ihrer Labyrinthe beraubte) Thiere sofort nach der Operation sehr lebhafte und stürmische Bewegungen. Sie springen schief und steil in die Höhe, überschlagen sich, verdrehen Arme und Beine und können sich, auf den Rücken gefallen, nur mit grosser Mühe wieder aufrichten. Ermüdete Thiere ertragen die Rückenlage lange Zeit. Ein regelrechter Sprung kommt nicht mehr zu Stande. Im Wasser ziehen sie die Beine ganz unregelmässig an und stossen sie ebenso unregelmässig von sich. Häufig berühren beim Anziehen der Beine die Hinterpfoten den Kopf. Der Körper dreht sich um die Längsaxe und kommt gar nicht oder nur langsam vorwärts. Die Hinterbeine werden alternirend, nicht wie beim regelrechten Schwimmen der Frösche gleichzeitig nach hinten gestossen. Die Kraft der Stimme ist nicht mehr die normale. Als besonders auffallendes Symptom hat Breuer hervorgehoben, dass doppelseitig labyrinthlose Frösche, wenn sie im Wasser auf den Rücken gelegt werden, in dieser Position grosse Strecken schwimmen, im Gegensatz zu dem intacten Thier, das sich unter diesen Umständen sofort wieder in die Bauchlage umkehrt. Breuer deutet dies dahin, dass der labyrinthlose Frosch die Empfindung für die Lage seines Körpers im Wasser, wo die Schwereempfindungen der Glieder aufgehoben sind, verloren hat. Nach A. Bethe's Beobachtungen bleibt der Frosch dagegen nur so lange im Wasser auf dem Rücken liegen, als er sich nicht bewegt (da er sich im labilen Gleichgewicht befindet); sowie er Schwimmbewegungen macht, dreht er sich mechanisch zur Bauchlage um. Sinkt der labyrinthlose Frosch im Wasser auf den Grund, so dass er diesen mit dem Rücken berührt, so dreht er sich (allerdings mit grosser Anstrengung) um; wird der Versuch mehrmals wiederholt, so bleibt er auf dem Rücken liegen: nicht wegen der gestörten Orientirungsfähigkeit, sondern wegen der Ermüdung (A. Bethe).

Nach der Fortnahme nur eines Labyrinthes zeigt nach Ewald der Frosch nur einen kleinen Bruchtheil der Störungen. Auffallend sind besonders eine abnorme Kopfhaltung, eigenthümliche Verlagerung der Lungen (die operirte Seite wird schwerer und sinkt tiefer ins Wasser ein), Krümmung der Wirbelsäule nach der operirten Seite, asymmetrische Haltung der Extremitäten (die Extremitäten der gekreuzten Seite zeigen abnorme Haltungen). Erhält man die Thiere lange Zeit am Leben, so zeigen sie auch nach einem Jahre noch dieselbe charakteristische Haltung, wie unmittelbar nach der Operation. Legt man sie auf den Rücken, und kehren sie sich dann in die normale Lage zurück, so bleibt auch nach dieser langen Zeit die gekreuzte Hinterpfote häufig in gestreckter Lage liegen und wird nicht an den Körper herangezogen. Eine Abschwächung der Symptome ist nur in ganz geringem Maasse zu bemerken. Ersatzerscheinungen sind also so gut

wie nicht vorhanden. Auch der Einfluss, den die Entfernung des Grosshirns auf die Labyrinthsymptome hat, ist sehr gering (Ewald, 1895).

Versuche nur an den Bogengängen sind beim Frosch angestellt von Böttcher (1872), Hasse (1873; in der Arbeit über die vergleichende Morphologie und Histologie des Gehörorganes, S. 63 u. ff.), Bloch (1873), Cyon und Solucha (mitgetheilt von Cyon, 1874), A. Tomaszewicz (1877), Hensen (1880, S. 139) u. A. Nach Hensen sind am ruhig sitzenden Thier Folgen der Durchschneidung von Bogengängen kaum bemerkbar oder nur in einer nicht im Voraus zu bestimmenden Drehung des Kopfes ausgedrückt; beim Sprung deviirt das Thier, und zwar nach der Seite bei Verletzung der horizontalen, in die Höhe und rückwärts bei Verletzung der verticalen Canäle. Beim Schwimmen steht es aufwärts in letzterem, schwimmt im Kreise in ersterem Fall.

Schliesslich mag noch auf zwei an Froschlarven gewonnene Erfahrungen hingewiesen sein, die zu Gunsten einer statischen Function des Labyrinthorganes gedeutet werden können.

Zunächst sind zu nennen die Versuche, die K. L. Schäfer (1894) mit Larven von *Rana fusca* vorgenommen hat. Schäfer stellte fest, dass ältere Larven der genannten Art unmittelbar nach passiven Rotationen genau dieselben Erscheinungen zeigen, welche für alle Vertebraten charakteristisch und unter dem Namen der Manège- resp. Rollbewegung bekannt sind. Ganz junge Larven, solche, die (am 10. Tage nach der Befruchtung) eben erst die Gallerthülle verlassen hatten, zeigten die Bewegungen noch nicht, erst bei Larven von 14 Tagen wurden die letzteren ganz vereinzelt und undeutlich gesehen, und erst vom 16. Tage an wurden unzweifelhaft echte Manègebewegungen in täglich steigender Frequenz beobachtet. Die anatomische Untersuchung ergab, dass das erste Auftreten von Drehschwindel mit der Vollendung der Bogengangbildung zeitlich zusammenfällt, „eine Thatsache, die den Forderungen der statischen Labyrinththeorie vorzüglich entspricht“.

Eine zweite Beobachtung, die vielleicht in gleichem Sinne verwerthet werden kann, ist die von H. Sp. Harrison, dass bei Froschlarven die Ventralwand des *Saccus perilymphaticus* durch einen Bindegewebsstrang mit der Dorsalwand des *Saccus laryngo-trachealis* (bei Pelobateslarven sogar mit der Lunge) verbunden ist. Da der Lunge der Froschlarven (wie auch noch der ausgewachsenen Frösche) eine hydrostatische Function zukommt (Theil II, S. 195), so handelt es sich hier möglicher Weise um eine Verbindung, die dieses Organ mit dem Labyrinthorgan als dem Organ der statischen Function functionell verknüpft, wie bekanntlich auch bei manchen Fischen eine Verbindung zwischen der Schwimmblase und dem Labyrinth durch den aus Wirbelstücken hervorgegangenen Weber'schen Apparat besteht. Die Frage wäre wohl einer genaueren Untersuchung werth.

5. Zur Entwickelungsgeschichte d. Labyrinthorganes.

5. Zur Entwickelungsgeschichte des Labyrinthorganes.

a) Labyrinth.

Das häutige Labyrinth beginnt seine Bildung (bei *Rana fusca* vor Schluss des Medullarrohres, Villy) mit der Entwickelung der Hörplatte, d. h. einer Verdickung der Grundschicht des Ectoderms, über die die Deckschicht unverändert hinwegzieht (siehe S. 481). Die Anlage ist somit von Anfang an ohne Beziehung zur Aussenwelt (Villy, Poli, R. Krause). Die Hörplatte, die seitlich vom dritten Hirnbläschen liegt, wandelt sich dann zu einer Hörgrube um, und diese schnürt sich als Hörbläschen von der Grundschicht des Ectoderms ab. Durch zwischenwucherndes Mesenchym wird das Hörbläschen immer mehr vom

Ectoderm getrennt. Die Umbildung der Hörplatte zur Hörgrube und die Abschnürung der letzteren erfolgt aber nicht gleichmässig von allen Seiten her, sondern (Villy, R. Krause) der dorsale Rand der Platte biegt sich zuerst um und bildet so zuerst den dorsalen Theil der Grube, der jedoch später sich nicht in dem Maasse ausdehnt wie der ventrale Theil des Bläschens und demnach bald nur als ein kleines dorsalwärts strebendes Divertikel an der medialen Wand des Hörbläschens erscheint. Es ist dies der *Ductus endolymphaticus* (*Recessus labyrinthi*), der somit nicht etwa als secundäre Ausstülpung, sondern im Gegentheil als erster Theil des Gehörbläschens entsteht (R. Krause).

An dem Anfangs einheitlichen Bläschen setzen sich dann durch eine Einschnürung (*Rana fusca* von 11 mm Länge, Villy) eine *Pars superior* und eine *Pars inferior* von einander ab, und beide differenziren sich dann selbstständig weiter.

Aus der *Pars superior* bilden sich die drei Bogengänge, zuerst der horizontale, dann der vordere und zuletzt der hintere (Schäfer). Sie werden von dem gemeinsamen Raum der *Pars superior* abgetrennt dadurch, dass die epitheliale Wand der letzteren von je zwei bestimmten einander gegenüberliegenden Stellen aus sich gegen das Lumen des Raumes vorbuchtet, und die beiden Epitheleinbuchtungen (Septa), die sich im Lumen der Hörblase treffen, sich an einander legen und vereinen. Der jenseits der Septa gelegene Raumabschnitt wird auf diese Weise als Bogengang abgetrennt. Für die beiden verticalen Bogengänge bilden sich je ein Septum von der medialen und je eins von der lateralen Wand aus; die Septa des lateralen Bogenganges sind ein ventrales und ein dorsales. Von der äusseren Oberfläche der Hörblase erscheinen die Epitheleinbuchtungen als Dellen der Wand, in die Mesenchym einwuchert. Nach der Verschmelzung und Durchtrennung beider Epitheloberflächen gehen die Mesenchymmassen beider Septa in einander über. Der Bogengang schliesst sich somit an seinem concaven Umfang gegen den Hauptraum ab, und diese Stelle kann als Raphe oder Naht bezeichnet werden. Die Ampullen schnüren sich von der *Pars superior labyrinthi* an den Enden der Bogengänge ab. Das Sinnesepithel ist schon vor der Abschnürung an den betreffenden Stellen vorhanden (Villy).

Aus der Anfangs einheitlichen *Pars inferior* bilden sich durch Ausbuchtung die Lagena, *Pars basilaris* und *Pars neglecta*. Die Abtrennung der oberen Sacculusabtheilung von der unteren wurde bisher nicht verfolgt.

Die knorplige Ohrkapsel entsteht durch Verknorpelung des Gewebes, das sich in der Umgebung des häutigen Labyrinthes findet, und zwar von mehreren Stellen aus; hauptsächlich im Anschluss an den lateralen Rand der Basalplatte und im Anschluss an ein Centrum, das sich am lateralen Umfang des lateralen Bogenganges bildet. Auf den genaueren Modus der Entstehung kann hier nicht eingegangen werden. Anfangs liegt das häutige Labyrinth den Wänden der Knorpelkapsel nahe an, später wird es von diesen weiter getrennt. Dies hängt mit dem rascheren Wachsthum der Kapsel zusammen; die Zwischenräume zwischen der Kapsel und dem häutigen Labyrinth werden von perilymphatischem Gewebe eingenommen.

Die perilymphatischen Räume entstehen durch Verflüssigung eines Theiles des perilymphatischen Gewebes; dass ihre Anordnung in larvalen Stadien etwas anders ist, als später, wurde schon erwähnt. Eine sehr interessante Beobachtung hat H. Sp. Harrison (1902) gemacht; es besteht bei Larven von *Rana fusca* eine Verbindung des *Saccus perilymphaticus* mit dem *Saccus laryngotrachealis*, bei Larven von Pelobates sogar eine solche mit der Lunge. Die Ver-

bindung wird hergestellt durch einen dicken Bindegewebsstrang, der von der Ventralwand des *Saccus perilymphaticus* zur Dorsalwand des *Saccus laryngotrachealis* zieht. In welcher Weise eine functionelle Bedeutung dieses Verhaltens denkbar ist, wurde schon oben erörtert.

b) Theile des Mittelohres.

Der tubo-tympanale Raum entsteht (Spemann 1898) aus der ersten Schlundfalte (der Hyomandibularfalte). Die speciellen Processe dabei sind in Folge der eigenthümlichen Organisation des larvalen Kopfskeletes complicirt. Spemann findet die erste Anlage der Tuba bei 7 mm langen Larven von *Rana fusca* als einen vom oberen Theil der ersten Schlundfalte ausgehenden Strang, der sich in der Folge beträchtlich nach vorn hin verlängert, während gleichzeitig der Theil der Falte, der zwischen Quadratum und Hyoid lag, verschwindet. (Bezüglich der Anordnung der Schlundfalten überhaupt s. S. 10 u. ff., sowie Fig. 4 auf S. 11.) Bei dem Auswachsen des Stranges nach vorn hin wird derselbe aber zugleich verschmächtigt und büsst wohl auch seine Continuität vorübergehend ein. Jedenfalls bleibt aber das vorderste transversale Stück erhalten, und auch die Einmündung in die Mundhöhle konnte Spemann immer feststellen. (Auf das vordere abgeschnürte Tubenende habe ich selbst (1893) zuerst aufmerksam gemacht.) Später vereinen sich dann die Stücke, der Zellstrang erhält eine Höhlung und stellt dann einen Canal dar, der sich weiterhin zum *Cavum tympani* ausweitet. Das Operculum und das Plectrum entstehen im Zusammenhang mit der Ohrkapsel. Bei der Verknorpelung derselben bleibt zwischen ihr und der Basalplatte des Schädels eine grosse Lücke, die primäre *Fenestra vestibuli*, die sich im Laufe der Entwickelung auf eine secundäre *Fenestra vestibuli* verkleinert. Im Verschlussgewebe derselben treten das Operculum und die *Pars interna plectri* auf. Die Verknorpelung des Plectrums folgt einem Bindegewebszug, der sich von der *Fenestra vestibuli* zum Quadratum erstreckt, und von hier aus wird erst bei der Metamorphose das distale Ende des Plectrums zur Haut abgelenkt. Die Verknorpelung des äussersten Endes des Plectrums zeigt in einigen Fällen grössere Selbstständigkeit. Zum Zungenbeinbogen besitzt weder das Operculum noch das Plectrum eine genetische Beziehung. Der *Annulus tympanicus* entsteht vom Palatoquadratum aus. (Genaueres über die Entwickelung der Theile des schallleitenden Apparates siehe in meinem diesbezüglichen Aufsatz von 1899.)

G. Das Stirnorgan.

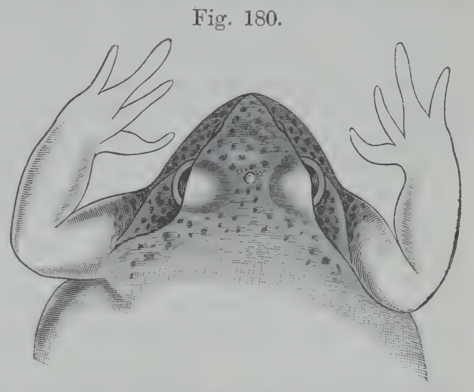
G. Das Stirnorgan.

(*Organon frontale.* Subcutane Stirndrüse, Stieda. *Corpus epitheliale*, de Graaf.)

Das unpaare Stirnorgan ist ein sehr kleines rundliches, in dorsoventraler Richtung etwas abgeplattetes Gebilde, das in dem Corium der Kopfhaut zwischen den vorderen Hälften beider Augen gelagert ist. Die Grösse des Durchmessers bestimmte Stieda auf 0,12 bis 0,15 mm. Die Lage des Körpers ist oft schon beim unverletzten Thier an einem blassen, weisslichen Fleck der Haut, dem Stirnfleck, erkennbar, der manchmal zugleich etwas erhaben ist. Der Stirnfleck ist bei den einzelnen Ranaspecies verschieden deutlich: unter den deutschen Fröschen ist er nach Leydig's Feststellung (1890) am

klarsten bei *Rana fusca*; bei *Rana arvalis* und *Rana agilis* ist er nur spurweise angedeutet; bei *Rana esculenta* ist er von aussen wenig oder gar nicht sichtbar. Stieda fand, wie Owsjannikoff (1888) berichtet, den weissen Fleck bei den Petersburger Fröschen (*Rana fusca*) ganz besonders deutlich. Hält man die Haut gegen das Licht, so zeigt sie sich an der Stelle des Stirnfleckes meist etwas durchscheinender, als Ausdruck der verminderten Pigmentansammlung (Stieda).

Fig. 180.



Kopf einer männlichen Rana fusca mit deutlich sichtbarem Stirnfleck. Natürl. Grösse. Nach Stieda.

Zu dem Stirnorgan tritt von hinten her, aus der medianen Naht zwischen den beiden Frontoparietalia hervorkommend und durch den *Saccus lymphaticus craniodorsalis* hindurch verlaufend, ein dünnes Fädchen, der sogenannte Verbindungsstrang, der ein Blutgefäss und einen markhaltigen Nerventractus, den *Tractus pinealis*, einschliesst (s. Fig. 35 a. S. 135 des zweiten Theiles). Letzterer wurde von mir im zweiten Theil (S. 94) unter dem provisorischen Namen *N. parietalis* ausführlich geschildert: er verbindet das Stirnorgan mit dem Zwischenhirndach in der Gegend der *Commissura posterior*.

Feinerer Bau.

Der feinere Bau des Stirnorganes ist von de Graaf (1886) eingehend untersucht worden. Danach ist eine bindegewebige Kapsel und der zellige Inhalt zu unterscheiden. Die Kapsel umgiebt das Organ circulär in seinem ganzen Umfang, an ihrer Oberfläche hängt sie mit den Fasern des Coriums zusammen, zwischen denen der Körper liegt. Der Inhalt stellt nach Stieda und de Graaf beim erwachsenen Thier einen soliden Zellhaufen dar; die einzelnen zelligen Elemente enthalten wenig Protoplasma und einen verschieden gestalteten Kern; zwischen den Zellen verstreut liegen glänzende Kügelchen. Das ganze Organ zeigt Erscheinungen der regressiven Metamorphose, die durch fettige Degeneration bedingt ist. Leydig fand nicht nur Fett, sondern auch nicht selten etwas körniges Pigment in den Zellen selbst.

Der durchweg solide Bau des Organes beim erwachsenen Thier veranlasste de Graaf, es als *Corpus epitheliale* zu bezeichnen. Bei Larven und jung umgewandelten Thieren enthält der Körper einen Hohlraum. Zweimal fand ich denselben auch beim erwachsenen Thier; ob er hier die Regel darstellt, oder ob in dieser Hinsicht individuelle Verschiedenheiten vorkommen, muss vorläufig dahingestellt bleiben.

Der Verbindungsstrang ist von einer bindegewebigen Scheide umgeben,

die in das Bindegewebe der Haut unmerklich übergeht. Die in ihm verlaufenden Nervenfasern konnte ich wiederholt bis in das Stirnorgan verfolgen; ihr Verhalten innerhalb desselben ist bisher nicht bekannt.

Durch das Stirnorgan wird die Haut, in die es eingebettet ist, in mehrfacher Hinsicht alterirt. Der Körper liegt im *Stratum compactum* des Coriums, wie de Graaf richtig angiebt, allerdings nahe der unteren Grenze desselben, so dass er von dem subcutanen Gewebe nur durch eine sehr dünne Coriumschicht getrennt wird. Stieda's Angabe, dass er in einer nach unten offenen Grube des *Stratum compactum*, also streng genommen unter dem Corium im subcutanen Gewebe liege, ist somit nicht ganz correct. Die Fasern des *Stratum compactum* werden durch das zwischen sie gelagerte Organ aus ihrer normalen horizontalen Lage gebracht und umziehen den Körper oben und unten mit bogenförmigem Verlaufe, wobei sie mit seiner Kapsel zusammenhängen. Die an der Unterfläche des Stirnorgans gelegenen Fasern, die einen stark nach unten convex gekrümmten Verlauf besitzen, steigen seitlich von dem Organ wieder in die Höhe, kreuzen die von oben herabsteigenden (die über dem Stirnorgan einen stark nach oben convexen Verlauf besitzen) und gehen dann in die angrenzenden vertical verlaufenden (perforirenden) Faserbündel des *Stratum compactum* über (de Graaf). Das *Stratum spongiosum* über dem Stirnorgan enthält bei *Rana fusca* Drüsen, die aber spärlicher und kleiner entwickelt sind, als anderwärts; bei *Rana esculenta* wurden sie ganz vermisst (de Graaf). Pigment kann vorhanden sein, fehlt aber wohl meist oder ist doch wenigstens spärlich entwickelt. Offenbar hängt dies zusammen mit der Deutlichkeit des Stirnfleckes. In zwei Fällen finde ich Pigment über dem Stirnorgan völlig fehlen, wie das auch Stieda beschrieben hat. de Graaf giebt eine Abbildung eines Schnittes durch das Stirnorgan von *Rana fusca*, in der über dem Organ Pigment im *Stratum spongiosum* vorhanden ist. Auch die Epidermis über dem Stirnorgan kann Melanophoren enthalten. Die Haut über dem Stirnorgan pflegt, da die Epidermis durchaus nicht etwa eine Verdünnung zeigt, etwas emporgebuchtet zu sein, und diese kleine Erhebung kann oft schon mit der Lupe erkannt werden.

Function des Stirnorganes.

Die periphere oberflächliche Lage des Stirnorganes und die Aehnlichkeit seiner Genese mit der der Augen lassen vermuthen, dass in ihm ein Sinnesorgan vorliegt. Welche specielle Aufgabe demselben aber zukommt, entzieht sich bisher ganz unserer Kenntniss. Dass das Organ zu den rudimentären zu stellen ist und früher einmal mächtiger entwickelt war, ist wahrscheinlich; gegen die Annahme, dass es bereits ganz functionslos geworden sei, spricht das Vorhandensein des markhaltigen *Tractus pinealis*, der das Organ mit dem Gehirn verbindet.

Genese. Morphologie.

Götte stellte 1875 bei Bombinator fest, dass das Stirnorgan genetisch ein abgeschnürtes Stück der Zirbel oder des *Corpus pineale* darstelle. Die Zirbel entsteht (de Graaf [1886], Béraneck [1893]) als hohle, fingerförmige Ausstülpung des Zwischenhirndaches. Dieselbe wächst in der Folge beträchtlich nach vorn und dorsalwärts aus und erfährt dabei früher oder später eine Differenzirung in einen proximalen dünnen Stiel und ein distales verbreitertes Endbläschen. Weiterhin schnürt sich das Endstück von dem Stiele ab, bekommt dabei (de Graaf) von der Gefässhaut des Gehirnes eine Hülle (die Kapsel) und wird dann allmählich immer mehr nach vorn verlagert und in das Corium der Haut aufgenommen. Nach der Abtrennung erst bildet sich die knöcherne Schädeldecke. Der Zirbelstiel bleibt intracraniell; ein Faserstrang, den de Graaf als

bindegewebig beschreibt, erhält die Verbindung zwischen dem Zirbelstiel und dem abgeschnürten Endbläschen aufrecht. Wie die Nervenfasern entstehen, die derselbe im erwachsenen Zustande einschliesst, ist unbekannt.

Die Abschnürung eines Stirnorganes von der Zirbel erfolgt, wie bisher beobachtet, bei Rana, Bombinator, Bufo, Alytes; dagegen nicht bei Hyla. Doch hält de Graaf es für sehr wahrscheinlich, dass es hier nur frühzeitig verkümmert.

Was die morphologische Stellung des Stirnorganes anlangt, so ist diese ein viel erörterter Punkt, der noch nicht ganz aufgeklärt ist. Die am meisten angenommene Anschauung geht dahin, dass das Stirnorgan als ein unpaares Sinnesorgan aufzufassen ist, das mit dem Parietalorgan der Eidechsen in eine Kategorie gehört. Die vielfach, namentlich früher, vertretene Auffassung, dass die beiden genannten Gebilde sogar direct homolog seien, stösst auf mancherlei Schwierigkeiten, die namentlich aus der verschiedenen Genese, sowie aus dem verschiedenen Verhalten der hinzutretenden Nerventractus sich ergeben. Der auf S. 95 des zweiten Theiles geäusserte Zweifel, ob der von mir bei Rana gefundene Tractus (der seitdem auch von Braem beschrieben worden ist) dem Tractus entspricht, den Strahl und Martin bei Reptilien gefunden haben, ist nicht nur berechtigt, sondern es kann sogar eine Homologie beider Gebilde ziemlich sicher ausgeschlossen werden. Denn auch zahlreiche Befunde an Fischen sprechen dafür, dass bei den Wirbelthieren zwei Kategorien von peripher vorgeschobenen Epiphysenorganen (der Zwischenhirndecke) zu unterscheiden sind: eine, die in ihrer höchsten Ausbildung repräsentirt wird durch das augenähnliche Parietalorgan der Saurier, und eine zweite, zu der die Endbläschen der Zirbel bei vielen Fischen und den Anuren gehören. Auch diese Organe streben eine oberflächliche Lage zu erlangen, und ganz besonders zeigt das Stirnorgan der Anuren diesen Charakter ausgeprägt. Die Lagebeziehung beider Organe zu einander ist so, dass das Parietalorgan das vordere, das Pinealorgan das hintere darstellt. Bei manchen Fischen sind beide nachgewiesen. Die weitere Hypothese geht dahin, dass die Organe beider Kategorien einmal höher entwickelte Sinnesorgane („unpaare Augen") waren. Auch die Vermuthung ist geäussert worden, dass die beiden Organe einmal neben einander lagen und sich erst secundär gegen einander verschoben und in die Mittellinie verlagert haben. Die ganze Frage habe ich an anderer Stelle ausführlich behandelt (1898; siehe das Literaturverzeichniss).

Zur Literatur.

Der Stirnfleck ist zuerst, wie Leydig festgestellt hat, abgebildet bei Gravenhorst (1829), auf einer Zeichnung von *Rana subsaltans*. Durch Reissner auf ihn aufmerksam gemacht, untersuchte Stieda (1865) zuerst den Stirnfleck genauer und entdeckte hierbei das Stirnorgan, das er als subcutane Stirndrüse bezeichnet. Eine erneute Beschreibung erfuhr dasselbe durch Leydig (1868), der es zu den Hautsinnesorganen rechnet und von rechts und links eine Nervenfaser hinzutreten sah. Fast gleichzeitig wurde es auch von Ciaccio (1867) untersucht, der besonders betonte, dass die Nervenfasern, die in dem dünnen Verbindungsstrang von hinten her zu dem Organ treten, thatsächlich in dasselbe eindringen und nicht, wie Stieda angegeben hatte, an dem Organ vorbeigehen. 1880 gab Lessona eine Schilderung der „Stirndrüse". In ein ganz neues Licht rückt der Körper durch die Entdeckung von Götte (1875), dass er genetisch einen abgeschnürten Theil der Zirbel darstelle.

Götte's Schilderung gab Veranlassung, die Entwickelung der Zirbel bei allen Wirbelthierclassen zu verfolgen, und die diesbezüglichen Resultate führten zu der Vorstellung, dass die Zirbel ein rudimentäres Organ sei, das vielleicht

früher einmal sich zu einem augenähnlichen Sinnesorgan weiter entwickelte (Rabl-Rückhard 1882; Ahlborn 1884). Diese Vorstellung schien endgiltig als richtig erwiesen, als sich ergab, dass nicht nur die Anuren in ihrem Stirnorgan ein von der Zirbel abgeschnürtes peripher vorgeschobenes Organ besässen, sondern dass auch das von Leydig 1872 entdeckte Parietalorgan der Reptilien in genetischem Zusammenhang mit der Zirbel stehe (Strahl 1884) und bei manchen Reptilien in seiner Structur eine weitgehende Uebereinstimmung mit einem Auge besitze (de Graaf 1886, Baldwin Spencer 1886). Stirnorgan und Parietalorgan erschienen als homologe Bildungen und als das „dritte Auge" der Wirbelthiere. Die fortgesetzten und auf alle Wirbelthiere sich erstreckenden embryologischen Untersuchungen haben dann schliesslich zu der oben wiedergegebenen Anschauung von der morphologischen Verschiedenwerthigkeit des Stirnorganes der Anuren und des Parietalorganes der Saurier geführt. Von den Forschern, die am Ausbau dieser Frage sich betheiligt haben, mögen nur Leydig (1890) und Béraneck (1893) genannt sein. Eine genaue Darstellung der gesammten Literatur findet sich in meinem Aufsatz von 1898.

H. Das Sehorgan (Organon visus). 1. Aufbau des Sehorganes.

H. Das Sehorgan (*Organon visus*).

1. Aufbau des Sehorganes.

Die wichtigsten Theile des paarigen Sehorganes bilden der Augapfel, *Bulbus oculi*, sowie der Sehnerv, *N. opticus*, der den ersteren mit dem Gehirn verbindet. Der Augapfel, der jederseits lateral von dem vorderen Theil der Schädelhöhle gelagert ist, enthält in seinem Inneren als wesentlichsten Bestandtheil die Netzhaut (Retina), innerhalb derer die Gesichtseindrücke durch das specifische lichtempfindliche Epithel aufgenommen und durch Vermittelung besonderer Elemente den Anfangszellen der Sehnervenfasern übergeben werden. Diese leiten sie dann innerhalb des Sehnerven zum Gehirn. Besondere Einrichtungen (lichtbrechende Medien) des *Bulbus oculi* bewirken die Entstehung von Bildern von Objecten der Aussenwelt auf der Retina. Mit dem Augapfel treten eine Anzahl anderer Theile in enge Verbindung, die als Hülfsorgane des Sehorganes fungiren, theils indem sie den Augapfel direct bei seiner Function unterstützen, theils indem sie Schutzapparate für ihn bilden. Direct unterstützend wirken die Augenmuskeln; sie haben den Augapfel nach den verschiedenen Richtungen zu bewegen; als Schutzorgane fungiren in gewisser Weise ebenfalls Augenmuskeln, daneben aber noch die sogen. Harder'sche Drüse und die dazu gehörigen Ableitewege des Secretes (*Ductus naso-lacrimalis*), sowie die Augenlider und endlich die ganze Orbita.

Functionell verhält sich dem Gesagten zu Folge das Auge des Frosches im Princip ebenso wie das aller Wirbelthiere: es gehört zu den „Augen mit collec-

tiven dioptrischen Medien“ (Joh. Müller). Die speciellen Einrichtungen des Auges stempeln den Frosch zu einem Landthier: nur in Luft vermag er von Gegenständen, die sich in bestimmter Entfernung befinden, deutliche Bilder zu erhalten, in Wasser nicht. Genaueres hierüber wird in einem besonderen Kapitel zur Sprache kommen.

Morphologisch stellt das Auge eine sehr zusammengesetzte Bildung dar. Der wichtigste Theil des Augapfels, die Retina, steht embryonal im Zusammenhang mit der epithelialen Gehirnwandung, indem sie die Wand der vom Zwischenhirn aus entstehenden primären Augenblase bildet. Dieser ursprüngliche Zusammenhang geht später verloren, dagegen bildet sich der *N. opticus* aus, dessen Fasern die Retina mit dem Gehirn verbinden, und der somit einem intracerebralen Tractus gleichzustellen ist. Retina und Opticus repräsentiren demnach einen Gehirntheil, einen Sehlappen, Ophthalmencephalon (Schwalbe). Zur Bildung des Augapfels verbindet sich die Retina noch mit Theilen anderer Herkunft, und schliesslich gesellen sich aus der Umgebung die accessorischen Theile hinzu. (Siehe das Kapitel über die Entwickelungsgeschichte des Auges.)

2. Der Augapfel (Bulbus oculi) und der Sehnerv (N. opticus).

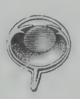
a) Gestalt, Grösse, Lage des Augapfels. — Verlauf des *N. opticus*.

2. Der Augapfel (Bulbus oculi) und der Sehnerv (N. opticus). a) Gestalt, Grösse, Lage des Augapfels. Verlauf des N. opticus.

Gestalt und Grösse des Augapfels.

Der Augapfel des Frosches ist ein nahezu kugelförmiger Körper, der dem Sehnerven wie einem Stiele aufsitzt. Im Verhältniss zur Masse des Thieres besitzt er eine ziemlich beträchtliche Grösse: der Durchmesser des Aequators beträgt bei erwachsenen *Ranae esculentae* 8 bis 9 mm, also etwa so viel als die Länge des Telencephalon (*Lobi olfactorii* und Hemisphären). Letzteres bleibt aber in den übrigen Durchmessern hinter dem Auge zurück. Schon äusserlich sind an dem Augapfel zwei Abschnitte zu unterscheiden, ein distaler kleinerer, der etwa $^1/_4$ beträgt, und ein proximaler grösserer, etwa $^3/_4$ betragender; an den letzteren setzt sich der Sehnerv an (Figg. 181, 184). Die beiden Abschnitte werden auch kurz als vorderer und hinterer bezeichnet, doch liegen die Augen beim Frosche so stark seitlich am Kopfe, dass das sogen. vordere Bulbussegment thatsächlich viel mehr nach aussen als nach vorn blickt und das hintere Segment richtiger als mediales zu bezeichnen ist. Das distale kleinere Segment wird als Corneasegment bezeichnet; es besteht aus der durchsichtigen Partie der Bulbuswandung, der Cornea, und ist etwas stärker gekrümmt, als das grössere proximale oder Sclerasegment, das am frischen Auge äusserlich betrachtet ein blauschwarzes Aussehen zeigt, häufig mit goldig glänzenden oder

Fig. 181.



Linkes Auge von Rana fusca, horizontal durchschnitten, untere Hälfte. Natürl. Grösse. Nach D. W. Soemmering.

grünlichen Flecken in verschiedener Ausdehnung versehen. Der vorderste Theil des scleralen Segmentes bildet einen die Cornea umgebenden gelben oder leicht grünlichen Ring. Hauptsächlich diese Farbenunterschiede bezeichnen am frischen Auge die Grenze der beiden Segmente; doch ist auch manchmal, namentlich am oberen Umfang, eine leichte Einziehung der Sclera auf der Grenze gegen die Cornea erkennbar: *Sulcus sclerae.*

Durch die zwei Segmente werden zunächst zwei Pole des Augapfels bestimmbar, ein distaler (sogen. vorderer), und ein proximaler (sogen. hinterer), die der Mitte des distalen und des proximalen Segmentes entsprechen; ihre Verbindungslinie stellt den äusseren Längsdurchmesser des Auges oder die äussere Augenaxe dar, die entsprechend der schon erwähnten lateralen Lagerung des Augapfels von medial und hinten nach lateral und vorn verläuft. Abgesehen von der durch die stärkere Krümmung des distalen Segmentes bedingten Alteration der reinen Kugelgestalt kommt noch eine geringe Verschiedenheit der drei Hauptdurchmesser in Betracht: der horizontale Querdurchmesser (senkrecht zur Richtung der Augenaxe) ist der grösste, der verticale Durchmesser der kleinste; der sogen. „sagittale“ (die Augenaxe) steht in der Mitte zwischen beiden. Das Auge ist somit von oben nach unten und in der Richtung seiner Axe etwas abgeflacht. Indessen sind diese Abweichungen von der Kugelform nicht sehr bedeutend, wie denn, nach Leuckart, das Auge der Amphibien neben dem der kleineren Säuger noch am reinsten die Kugelform ausgeprägt zeigt. Der *N. opticus* ist in das proximale Segment des Bulbus eingepflanzt; die Eintrittsstelle liegt etwas temporalwärts von dem proximalen Augapfelpol.

Ausser den beiden Polen werden noch der Aequator und Meridiane als wichtigere Linien zur Orientirung am Augapfel unterschieden.

Ueber das Verhältniss der Grösse der Augen zu der Körpermasse bei den Wirbelthieren handelt ausführlich Leuckart (1876). Im Verhältniss zur Körpermasse haben die kleineren Wirbelthiere durchschnittlich die grössten Augen, wie das schon von Haller hervorgehoben ist: „Magnitudo“ (oculorum) „caeterum est fere in ratione inversa magnitudinis animalium“. Wie Leuckart ausführlich auseinandersetzt, wirkt aber die Körpergrösse nicht an sich bestimmend auf die Grösse der Augen ein, sondern nur in so weit, als sie einen Maassstab für die Schnelligkeit der Ortsbewegung abgiebt. Zu der von Sömmering citirten Angabe Haller's, wonach beim Frosch „orbitae cavitas quam cerebri major“ ist, muss übrigens bemerkt werden, dass Haller dabei offenbar von der Betrachtung des Schädels ausgeht und somit auch den von den Kaumuskeln eingenom-

menen (temporalen) Theil der Orbitalregion des Schädels zur Orbita hinzurechnet. Aber auch wenn man diesen abzieht, bietet der Raum der Orbita immer noch eine sehr beträchtliche Ausdehnung, speciell bei Vergleich mit der Schädelhöhle.

Genauere Messungen über die Durchmesser des Froschauges sind wiederholt angestellt worden. Schon Petit macht 1737 diesbezügliche Angaben. Nach ihm betragen:

der Horizontaldurchmesser	$3\frac{1}{2}$ Linien
der Verticaldurchmesser	3 „
die Augenaxe ebenfalls	3 „ ,

manchmal mehr.

Auf dem von Sömmering abgebildeten Horizontalschnitt des Auges von *Rana fusca* (Fig. 181) beträgt

die Augenaxe	7 mm
der Querdurchmesser	8 „

Leuckart bestimmte beim „Frosch" folgende Maasse:

Augenaxe	8 mm
Horizontaler Querdurchmesser	8,8 „
Verticaler Durchmesser (Höhe)	7,8 „

Bei *Rana esculenta* var. *hungarica* fand Hirschberg:

Augenaxe	8,5 mm
Horizontaler Querdurchmesser	10 „

Cuvier (1845) giebt für den Frosch an, dass sich die Augenaxe zum Augendurchmesser verhält wie 16 : 19, was nur wenig von den oben gegebenen Maassen abweicht

Ich selbst fand bei einem 8 cm langen Männchen von *Rana esculenta*:

Augenaxe	7,8 mm
Querdurchmesser	8,2 „
Verticaldurchmesser	7,5 „

Das Gewicht des von Muskeln entblössten Bulbus bestimmte Petit auf $3\frac{3}{4}$ Gran; ich selbst fand bei den beiden frisch enucleïrten und gesäuberten Bulbis, deren Maasse eben angegeben wurden, je 240 mg, was nur wenig von der Petit'schen Zahl differirt.

Lage des Augapfels.

Der Augapfel liegt lateral von dem vorderen Theil der Schädelhöhle, hinter dem seitlichen Abschnitt der Nasenhöhle. In der Augenhöhle oder Orbita, in die er eingebettet ist, ist er so orientirt, dass das durchsichtige Corneasegment, das dem Licht den Eintritt in das Bulbusinnere gestattet, wesentlich nach aussen und nur wenig nach vorn gerichtet ist. Die Augenaxen divergiren also nach vorn hin sehr beträchtlich, während die zu ihnen senkrechten grössten Querdurchmesser sich vor dem Kopf unter einem spitzen Winkel schneiden würden. Die Gesichtsfelder sind daher zum grossen Theil für beide Augen gesondert und greifen vorn nur mit einem beschränkten Theil über einander, ein kleines gemeinschaftliches Gesichtsfeld bildend. Immerhin muss der Gesammthorizont, der von beiden Augen beherrscht wird, recht beträchtlich sein. Ausserdem blickt die Cornea auch etwas

nach oben, d. h. die Augenaxen divergiren nach oben; ob dadurch aber (vorausgesetzt, dass die Drehung nicht besonders vermehrt wird) auch ein gemeinschaftliches oberes Gesichtsfeld zu Stande kommt, ist mir zweifelhaft.

Der Lage des Bulbus entsprechend ist die caudal-laterale Hälfte als temporale, die rostral-mediale als nasale zu bezeichnen.

Genauere Bestimmungen über die Lage der Augen am Kopfe hat Johannes Müller (1826) ausgeführt. Ausgehend von der Annahme, dass die Ebene des Augenhöhlenrandes auch zugleich die Ebene ist, auf welcher die Axen der Augen senkrecht stehen, maass er die Winkel, die die Ebenen beider Augenhöhlenränder mit einander bilden. Bei den Batrachiern ergab sich dabei eine Convergenz der genannten Ebenen nach vorn und nach oben:

	vorderer Winkel	oberer Winkel
Rana cornuta	70°	130°
Rana esculenta	43°	117°
Rana pipa	46°	161°
Rana temporaria	44°	112°

Die Tabelle scheint mir indessen nicht beweiskräftig zu sein, da die Messungen an trockenen Skeleten ausgeführt sind, der Raum aber, der am Schädel als Orbita imponirt, ein ganz anderer ist, als der, in dem das Auge wirklich liegt. Der letztere, also die wirkliche Orbita, erhält seine Begrenzung zum grossen Theil auch durch Weichtheile, speziell oben und hinten. Es wäre daher nöthig, die Messungen an ganzen Köpfen zu wiederholen. Namentlich der obere Winkel dürfte sich dabei als sehr erheblich kleiner herausstellen.

Der Abstand der Mittelpunkte beider Corneae beträgt bei geöffneten Augen für mittelgrosse *Ranae esculentae* 17 bis 18 mm.

Verhalten des Augapfels zur Umgebung.

Die Augenhöhle oder Orbita bildet den vorderen Theil der am Schädel einheitlichen Orbitotemporalhöhle; sie wird nur medial und vorn durch Skeletwände begrenzt: medial durch die Schädelseitenwand (*Os ethmoideum*, Knorpel, *Os parietofrontale*), vorn durch das Ethmoideum und das knorplige *Planum antorbitale* der Nasenkapsel. Hinten, ventral und dorsal erfährt die Orbita ihren Abschluss durch Weichtheile, und zwar hinten durch Kaumuskeln: *M. temporalis* und *M. pterygoideus*, die auch den *Bulbus oculi* von der Labyrinthkapsel trennen, ventral durch den sogen. *M. levator bulbi* (nebst ergänzenden Membranen) sowie die Mundschleimhaut, dorsal durch eine sehr dünne *Membrana supraocularis* und die äussere Haut. Ueber den *Annulus fibrosus periorbitalis*, wie überhaupt über die genauere Configuration der Orbita siehe das specielle Kapitel.

Der Raum der Orbita wird ausser von dem Bulbus noch von den eigentlichen Augenmuskeln, der Harder'schen Drüse, Gefässen, Nerven, geringen Mengen Bindegewebes und dem *M. levator bulbi*, der theilweise auch ihre Wandungen bilden hilft, eingenommen. Von den eigentlichen Augenmuskeln

treten zwei vom vorderen medialen Winkel der Orbita her an den Bulbus heran, die übrigen bilden einen Augenmuskelkegel, dessen Spitze im medial-hinteren Winkel der Orbita (richtiger: der Orbito-Temporalgrube), und dessen Basis am Bulbus liegt. Die Bewegungen, die der Bulbus durch sie erfahren kann, sind Drehungen und ausserdem die Senkung: durch einen besonderen *M. retractor* kann der Augapfel recht beträchtlich ventralwärts gezogen werden. Es ist das die wichtigste Schutzbewegung des Auges, das dabei gleichzeitig durch die Lider bedeckt, also „geschlossen“ wird.

Die Harder'sche Drüse nimmt den medial-vorderen Winkel und die mediale Wand der Orbita ein.

Schliesslich bildet einen wichtigen Bestandtheil der Orbita und des Sehapparates überhaupt der *M. levator bulbi*, ein ursprünglicher Skeletmuskel, der aber ganz in den Dienst des Sehorganes getreten ist. Er bildet um den Bulbus mit den eigentlichen Augenmuskeln und der Drüse eine sehr ausgiebige, wenn auch nicht ganz vollständige Umhüllung und wirkt functionell als Antagonist des *M. retractor bulbi*, indem er den gesenkten Augapfel wieder zu heben und von der Bedeckung durch die Lider zu befreien im Stande ist. Er „öffnet“ das Auge.

Lateralwärts liegt der Bulbus mit seinem cornealen Segment frei zu Tage, nur bedeckt von einer Partie der äusseren Haut, die fest mit ihm verwachsen und als Bindehaut, Conjunctiva, besonders modificirt ist. Ihr Uebergang von der Haut am oberen und unteren Begrenzungsrand der Orbita erfolgt unter Bildung bestimmter Duplicaturen, der Augenlider, die als oberes Lid, unteres Lid und Nickhaut unterschieden werden. Letztere, eine durchsichtige Conjunctivalduplicatur, ist functionell die bedeutsamste Bildung; sie schliesst sich dem unteren Lid an und kann entweder nach unten zusammengeschoben oder nach aufwärts über die freie Fläche des Bulbus gezogen werden. Die Hebung der Nickhaut ist jedoch keine selbstständige Bewegung, sondern erfolgt nur als Begleiterscheinung in dem Augenblicke, wo der Bulbus selbst in die Augenhöhle herabgezogen wird. Genaueres siehe in dem besonderen Kapitel.

Bei offenem, d. h. gehobenem Auge bedingt die Grösse des Bulbus eine beträchtliche Vorwölbung der über demselben gelegenen nachgiebigen Haut, wodurch der für die Frösche so charakteristische Wulst über dem Auge entsteht (Fig. 194). Die Cornea wölbt sich aus der weit offenen Lidspalte beträchtlich vor. Zum Schutze des Auges wird der Bulbus ventralwärts gezogen; er wölbt dann, da ein knöcherner Orbitalboden fehlt, die ebenfalls nachgiebige Mundschleimhaut gegen die Mundhöhle vor, während die Haut, die die Decke der Orbita bildet, dem Auge folgend, zum Niveau der übrigen Dorsalfläche des Kopfes herabsinkt. Die Nickhaut gleitet dabei von unten nach oben über den Augapfel, und sogar etwas unter das stark gesenkte obere Lid. Doch kommen selbst bei maximal gesenktem Auge die Hautränder des oberen und des unteren Lides niemals zur Berührung; es bleibt immer eine in der Mitte 3 bis 4 mm hohe Lidspalte bestehen, in der der Bulbus, von der Nickhaut bedeckt, sichtbar ist.

Verlauf des *N. opticus.*

Der *N. opticus* tritt, wie schon im zweiten Theil geschildert wurde, aus dem an der Zwischenhirnbasis gelegenen *Chiasma opticum* (Theil II, S. 71, S. 87) heraus und verläuft leicht ansteigend lateral- und etwas vorwärts zum *Foramen opticum.* Durch dieses hindurch gelangt er in die Orbita und tritt in beträchtlicher Entfernung vor der Spitze

des Augenmuskelkegels in den Innenraum des letzteren ein (er kreuzt sich also mit der Axe des Augenmuskelkegels). Dabei zieht er (immer mit hauptsächlich lateraler Richtung) dorsal über den *M. rectus medialis* und die *Portio anterior* des *M. retractor bulbi* hinweg und senkt sich dann, etwas nach vorn umbiegend, temporal von dem proximalen Pol in den Augapfel ein. Bei der Beweglichkeit des Bulbus wird auch der Sehnerv je nach der augenblicklichen Stellung des Auges einen etwas verschiedenen Verlauf haben.

Der Sehnerv wird von Scheiden umgeben, die im nächsten Abschnitt zur Sprache kommen. Von hinten her tritt die *A. ophthalmica* an den Sehnerv und begleitet ihn, die Mitte zwischen seinem ventralen und temporalen Umfang haltend, zum Bulbus. Unmittelbar bei seinem Eintritt in die Orbita läuft der *N. ophthalmicus* (V, 1) dorsal über ihn hinweg und liegt ihm dabei dicht auf.

b) Uebersicht über die Zusammensetzung des Augapfels und des Sehnerven.

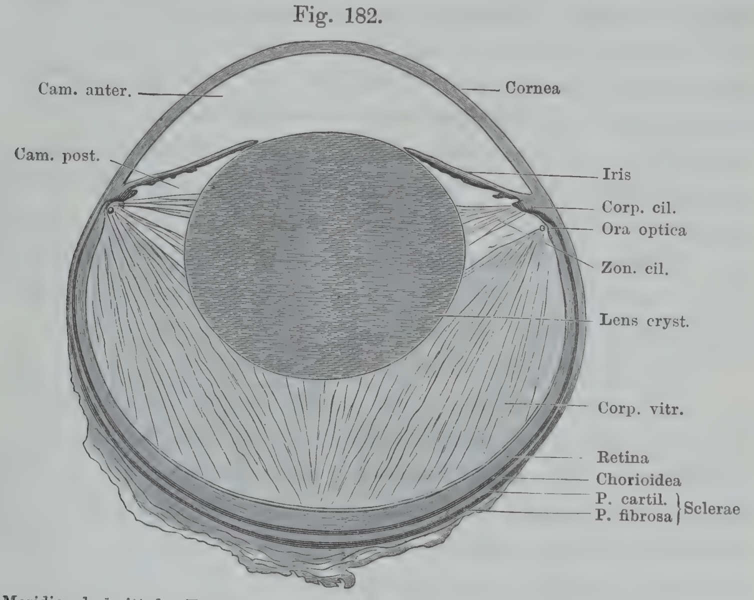
b) Uebersicht über die Zusammensetzung des Augapfels und des Sehnerven.

Der annähernd kugelförmige Augapfel besteht aus einer nicht sehr dicken, aber ziemlich festen Wandung und einem Inhalt. Die Wandung setzt sich aus mehreren concentrisch angeordneten Häuten zusammen, bietet jedoch nicht am ganzen Augapfel das gleiche Verhalten. Die festeste Haut, die um den gesammten Bulbus als äussere Hülle herumgeht und diesem die Form verleiht, zugleich aber auch den Sehnerven umgiebt, ist die Faserhaut, *Tunica fibrosa*. Sie beginnt am *Foramen opticum* als *Vagina fibrosa* des Sehnerven und erweist sich hier als eine fibröse Fortsetzung der Schädelseitenwand. Vom *N. opticus* geht sie auf den Bulbus über, wo sie im proximalen Segment ein anderes Verhalten zeigt als im distalen. In dem grösseren proximalen Abschnitt ist sie nur durchscheinend und wird in grosser Ausdehnung durch eingelagerten hyalinen Knorpel gestützt: dieser Theil wird als Sclera bezeichnet. Entsprechend dem kleinen distalen Segment ist die *Tunica fibrosa* dagegen durchsichtig, als Hornhaut, Cornea, modificirt; sie bildet einerseits das Fenster, durch das die Lichtstrahlen in das Innere des Auges fallen können, andererseits vermöge ihrer starken Krümmung und ihres Lichtbrechungsvermögens ein wichtiges lichtbrechendes Medium des Auges.

Im Bereiche des distalen Bulbus-Segmentes kommt zu der Cornea vor Allem noch die Bindehaut des Augapfels, *Conjunctiva bulbi*, zur Augapfelwand hinzu, die als modificirte Partie der äusseren Haut die Aussenfläche der Cornea und auch noch einen anschliessenden Theil der Sclera überzieht; ausserdem noch an der Innenfläche die dünne

Lamina elastica posterior nebst dem sie bedeckenden dünnen Endothel. Dagegen folgen im Gebiet des grösseren proximalen Abschnittes des Augapfels innen von der Sclera noch zwei weitere Häute, die *Tunica vasculosa* oder Gefässhaut und die Retina oder Netzhaut. Beide sind weich und tragen somit zur eigentlichen Stütze

Fig. 182.



Meridionalschnitt des Froschauges in Lupenvergrösserung. Nach G. Retzius.

und Formgestaltung des Augapfels Nichts bei. Die *Tunica vasculosa*, die zunächst innen von der Sclera folgt, ist durch ihren Reichthum an Gefässen sowie durch ihre schwarze, vielfach mit goldigen oder grünlichen, metallisch glänzenden Flecken untermischte Farbe ausgezeichnet. An der Sehnerveneintrittsstelle setzt sie sich als mittlere Scheide auf den Nerven fort und lässt sich hier bis in die Schädelhöhle verfolgen, wo sie in die primäre Gefässhaut des Gehirnes übergeht, als deren Fortsetzung sie sich dadurch erweist. Sie lässt am Bulbus noch drei Abschnitte mit verschiedenem Verhalten unterscheiden. Der hinterste Abschnitt, die Chorioidea, erstreckt sich von der Opticuseintrittsstelle nach vorn bis zu der *Ora optica retinae*, d. h. bis zu der circulär verlaufenden Linie, die den optischen Theil der Netzhaut distal begrenzt. Diese Grenze liegt etwas proximal von der Grenze der beiden Bulbussegmente. Distalwärts von ihr folgt bis etwa zur Basis der Cornea ein Theil der Gefässhaut, der im Ganzen verdickt und in seiner distalen Partie durch

radiäre Falten, *Processus ciliares*, ausgezeichnet ist: das *Corpus ciliare.* An das *Corpus ciliare* schliesst sich endlich der dritte Abschnitt der *Tunica vasculosa*, die Regenbogenhaut oder Iris, an. Sie bildet eine in der Mitte durchbohrte Membran, die etwa auf der Grenze des hinteren und des vorderen Bulbussegmentes wie ein Vorhang durch den Bulbusraum hindurch ausgespannt ist. Die centrale Durchbohrung der Iris ist das Sehloch oder die Pupille, die im Allgemeinen von längsovaler Form ist, im Uebrigen aber durch die Muskeln der Iris erweitert und verengert werden kann. So bildet die Iris ein vor der Linse angebrachtes Diaphragma, das nur einer beschränkten Zahl von Lichtstrahlen den Zugang in das Auge gestattet. Die Iris ist am lebenden Auge durch die Cornea hindurch gut sichtbar, ihre Grundfarbe ist schwarz, doch ist sie mehr oder minder reichlich besäet mit goldglänzenden Flecken. Intensiv goldglänzend ist der Pupillarrand der Iris.

Die innerste Augenhaut endlich ist die Retina oder Netzhaut *(Tunica nervosa oculi)*, der eigentliche lichtpercipirende Apparat, an dem sich die Sehnervenfasern vertheilen. Sie erstreckt sich von der Eintrittsstelle des Sehnerven nach vorn bis an den Pupillarrand der Iris und besteht in dieser ganzen Ausdehnung aus zwei Blättern, die beide aus den Wänden der secundären Augenblase hervorgehen. Sie lässt noch drei grosse Abschnitte von sehr verschiedenem Werthe unterscheiden: die *Pars optica*, *Pars ciliaris* und *Pars iridica retinae.* Nur die *Pars optica* ist lichtpercipirend. Sie reicht von der Sehnerveneintrittsstelle bis zu der schon erwähnten *Ora optica*, also bis nahe an die Grenze des distalen Bulbussegmentes und besitzt eine beträchtliche Dicke. Nur das innere Blatt ist lichtempfindend und besteht aus mehreren Schichten; das äussere Blatt bildet das sogen. Pigmentepithel *(Stratum pigmenti).* Im Hintergrunde des Auges, temporalwärts von dem proximalen Pol, findet sich im Bereiche der Netzhaut die *Papilla nervi optici*, d. h. die Stelle, von der aus die Fasern des Sehnerven, nachdem die Hüllen des letzteren in die beiden äusseren Hüllen des Augapfels übergegangen sind, unter Durchbohrung der äusseren Retinaschichten nach allen Seiten hin auseinanderfahren, um eine dünne Faserlage als innerste Schicht der Retina zu bilden. Dorsal von der *Papilla nervi optici* liegt die von Chievitz als *Area centralis retinae* bezeichnete Stelle, die als Stelle des schärfsten Sehens aufgefasst wird. Die *Pars ciliaris* und die *Pars iridica retinae* bilden zusammen die *Pars caeca* der

Netzhaut; die im Bereich des *Corpus ciliare* gelegene *Pars ciliaris* besitzt eine sehr viel geringere Dicke als die *P. optica*, lässt aber in beiden Schichten wenigstens noch den epithelialen Charakter erkennen, während im Gebiet der Iris die Retina ganz besondere weitgehende Veränderungen erleidet. Dieser Abschnitt ist zu einem integrirenden Bestandtheil der Iris geworden, so dass er auch mit dieser zusammen zu behandeln ist.

Der Inhalt (Kern) des Augapfels wird von lichtbrechenden Medien, der Linse, dem Glaskörper und dem Kammerwasser, gebildet. Das wichtigste derselben stellt die Linse, *Lens crystallina*, dar: ein wasserklarer, biconvexer, sehr stark gewölbter Körper, der dicht hinter der Iris gelagert ist und wegen seiner beträchtlichen Grösse den grössten Theil des von dem hinteren Bulbusabschnitt umschlossenen Raumes einnimmt. Sie wird von einer Kapsel umgeben, an die, entsprechend dem ganzen Linsenäquator, feine Fasern herantreten, die die Linse mit dem *Corpus ciliare* verbinden (Fig. 182). Die Fasern bilden in ihrer Gesammtheit das Strahlenplättchen oder die *Zonula ciliaris* (Zinnii). Zwischen der Linse und der Wand der hinteren Bulbushälfte bleibt nur ein verhältnissmässig enger Raum, der von dem Glaskörper, *Corpus vitreum*, eingenommen wird. Derselbe besteht aus einem festen fibrillären Gerüst und einer wässerigen Substanz von geringerem Lichtbrechungsvermögen als die Linse. Endlich bleibt vor der Linse, zwischen dieser und der Cornea, noch ein Raum, der mit einer wässerigen Flüssigkeit, dem *Humor aqueus*, gefüllt ist. Durch die Iris wird er in zwei Theile getheilt: die vordere Kammer *(Camera oculi anterior)*, die vor der Iris liegt, und die kleinere hintere Kammer *(Camera oculi posterior)* zwischen der Iris und der Linse. Eine Fortsetzung des Endothels der hinteren Hornhautfläche überkleidet auch die der vorderen Kammer zugekehrte Aussenfläche der Iris.

c) Bau des Sehnerven.

c) Bau des Sehnerven.

Der Sehnerv, dessen Verlauf oben geschildert wurde (S. 767, 768), ist im grössten Abschnitt seines Verlaufes drehrund, cylindrisch, nur in der Nähe des Augapfels plattet er sich, da die ihn zusammensetzenden Faserbündel sich über einander anordnen, von beiden Seiten ab und ist somit auf dem Querschnitt höher als breit. Dementsprechend ist denn auch die *Papilla nervi optici* länglich gestaltet und vertical gestellt (s. Retina).

Wie schon kurz erwähnt, wird der Opticus von zwei Scheiden, *Vaginae N. optici*, umgeben, die er beim Austritt aus der Schädelhöhle mitnimmt und beim Eintritt in den Bulbus an diesen abgiebt: *Vagina fibrosa* und *Vagina pialis*.

Die *Vagina fibrosa* besteht aus sehr festem fibrösem Gewebe mit blätterigem Bau, das ausser Bindegewebszellen auch Melanophoren einschliesst. Es bildet eine dicke Hülle um den Opticus und hängt zugleich mit den bindegewebigen Hüllen benachbarter Gebilde, so des *N. ophthalmicus trigemini* und der *A. ophthalmica*, zusammen, so dass diese Theile fest mit dem Opticus verbunden werden. Die *Vagina fibrosa* ist eine Fortsetzung der Schädelseitenwand und -basis; am Bulbus geht sie continuirlich in die Sclera über, die Melanophoren hören in der Umgebung der Eintrittsstelle auf. Zwischen der äusseren und der inneren Opticushülle spannen sich fibröse Balken aus, und häufig erscheint eine innere Schicht der *Tunica fibrosa* abgeblättert, so dass der Eindruck einer dritten mittleren Scheide entsteht.

Die *Vagina fibrosa* wird gewöhnlich als Duralscheide bezeichnet, und somit auch die *Tunica fibrosa* des Bulbus von der Dura abgeleitet, gewissermaassen als der Theil der Dura aufgefasst, der zu dem Ophthalmencephalon (S. 763) gehört. Die Verhältnisse beim Frosch gestatten eine solche Deutung nicht. Die äussere Scheide des Sehnerven ist hier vielmehr eine fibröse Fortsetzung der ganzen Schädelwand: am *Foramen opticum* hört nur der Knorpel der Schädelwand auf, dagegen vereinen sich hier die sehr dicke äussere und die dünne innere fibröse Schicht, die dem Knorpel des Craniums anliegen, und die gemeinsame Fortsetzung geht als *Vagina fibrosa* auf den Sehnerv über. Am Bulbus zeigt die *Tunica fibrosa* dann wieder ein Verhalten, das noch mehr dem der Schädelwand gleicht: sie gliedert sich in eine innere knorpelige und eine äussere fibröse Lage. Der Vergleich des Scleralknorpels mit dem Knorpel des Primordialcraniums ist ja nicht neu, hat man doch geradezu den Scleralknorpel als isolirten Theil des Craniums, als selbständige knorpelige Sinneskapsel, aufgefasst. Diese Auffassung ist aber offenbar ganz unvereinbar mit der Vorstellung, dass die fibröse Hülle des Sehnerven und des Bulbus der Dura entspreche, eine Vorstellung, die, wie gesagt, durch das Verhalten der *Tunica fibrosa* am *Foramen opticum* als unrichtig erwiesen wird. Was nun das Verhalten der Dura betrifft, so wurde schon bemerkt, dass die Faserlage, die der Innenfläche des Primordialcraniums anliegt und die zugleich inneres Perichondrium und Dura repräsentirt, sich ebenfalls an der Bildung der *Tunica fibrosa* betheiligt; die Abblätterung einer inneren Schicht kann dann vielleicht ebenso aufgefasst werden, wie die Spaltung der Dura in zwei Blätter, die auch an vielen Stellen des Schädels beobachtet wird. Am Bulbus käme die sehr dünne Faserlage an der Innenfläche der Sclera (inneres Perichondrium der Sclera) als Repräsentant der Dura in Betracht.

Die innere Sehnervenscheide oder Pialhülle, *Vagina pialis* (da sie eine Fortsetzung der primären Gefässhaut des Gehirnes ist), umgiebt den Nerven direct. Doch schmiegt sich nur die innerste

Schicht eng und geschlossen der Oberfläche des Nerven an, die äusseren Lagen sind lockerer und gehen in das Balkenwerk über, das den Intervaginalraum durchsetzt. Die Pialhülle führt Blutgefässe, und stellenweise beobachtete Studniçka bei erwachsenen Fröschen Gefässe und in ihrem Gefolge Bindegewebe in der Form kleinerer Septa in den Nerven eindringen. Grössere die Nervenfaserbündel trennende Lamellen giebt es aber nicht. In der Nähe des Auges treten sehr zahlreiche verästelte Melanophoren in der inneren Sehnervenscheide auf, die eine zusammenhängende Lage um den Nerven bilden. So geht die Pialhülle in die Chorioidea über. An dieser Uebergangsstelle zeigt sie eine beträchtliche Verdickung und Verdichtung des ihr zu Grunde liegenden Bindegewebes, so dass ein fester Ring entsteht, durch den die Sehnervenfasern geschlossen hindurchtreten. Ausserdem findet sich hier im Opticuskopf ein Capillarnetz, dessen Gefässchen aus den Gefässen der Pialscheide oder grösseren Chorioideagefässen stammen, aber nur von sehr spärlichen Bindegewebsfasern begleitet werden. Es ist dies als erste Andeutung einer *Lamina cribrosa*, wie sie bei Säugern gefunden wird, aufzufassen (F. W. Hoffmann). Die beiden Sehnervenscheiden werden durch einen Raum, das *Spatium intervaginale*, getrennt, der von zahlreichen Bindegewebsbalken durchsetzt ist und am Augapfel aufhört. Wie schon bemerkt, entsteht stellenweise der Eindruck einer mittleren Scheide durch Abblätterung einer Lamelle von der fibrösen Scheide. Genauere Untersuchungen über diese Verhältnisse stehen noch aus; sie werden festzustellen haben, wie viel von den beobachteten Spalträumen als Kunstproducte aufzufassen sind.

Die Fasermassen des Opticus werden nicht durch Bindegewebssepta, sondern nur durch Gliazellen und ihre Ausläufer in Bündel zerlegt. Man trifft die Gliazellen auf dem ganzen Querschnitt sehr zahlreich, im Centrum etwas reichlicher als in der Peripherie — wie schon Studniçka richtig angiebt. Vielfach liegen sie in Reihen zu mehreren hinter einander.

Unter den Zellen sind ausser typischen, mit vielen Fortsätzen versehenen Spinnenzellen (Ramon y Cajal, Fritz) noch andere abweichende Formen von Fritz beschrieben worden, so eine, die nur einen Fortsatz erkennen liess. Das Verhalten der Faserbündel innerhalb des Sehnervenstammes wurde schon oben erwähnt, die eigenthümliche Verbreitung an der *Papilla nervi optici* wird bei der Retina besprochen werden.

Das *Chiasma nervorum opticorum* und die *Tractus optici* sind schon im zweiten Theil geschildert worden. Die dort gemachten Angaben müssen aber hier noch eine Ergänzung erfahren auf Grund einer neueren Arbeit über diesen

Gegenstand von Fritz (1900). Die neuen von Fritz gefundenen Thatsachen betreffen einerseits das Verhalten der Nervenfasern, andererseits das der Neuroglia. Was zunächst die Neuroglia betrifft, so finden sich Zellen sowohl wie Fasern auch im Chiasma und Tractus, allerdings sind die Zellen in sehr viel geringerer Zahl vorhanden als im *Nervus opticus*; am spärlichsten sind sie im Chiasma. Hier liegen sie meist vereinzelt, selten zu zweien, unregelmässig über den ganzen Komplex verstreut. Ausser den Zellen ist im Chiasma aber ein sehr dichtes Fasernetz vorhanden, dessen Fasern zugleich sehr dick sind. Dieser Faserreichthum erklärt sich so, dass Fasern von Zellen, die im Nerven gelegen sind, in das Chiasma eindringen. Ueber die sogen. Neurogliaplatte und die oberflächlichen Gliafasern des Chiasma s. unten. Ueber die Gliazellen des Tractus ist nichts Besonderes zu sagen, an Häufigkeit stehen sie in der Mitte zwischen denen des Nerven und denen des Chiasma.

Was den Verlauf der Nervenfasern im Chiasma anlangt, so hat die schon länger bekannte Thatsache, dass die Kreuzung der Fasern eine totale ist, durch die Arbeit von Fritz eine Bestätigung erfahren. Doch wurde die Art der Kreuzung genauer festgestellt. (Die Untersuchung erstreckte sich auf mehrere Anuren und Urodelen; von den Anuren wird *Rana esculenta* der Schilderung zu Grunde gelegt. *Rana fusca*, *R. arvalis* und *R. mugiens* verhielten sich ganz ebenso; Abweichungen in der Art der Kreuzung wurden je einmal bei *R. fusca* und *R. arvalis* constatirt, können aber hier als weniger wichtig übergangen werden.)

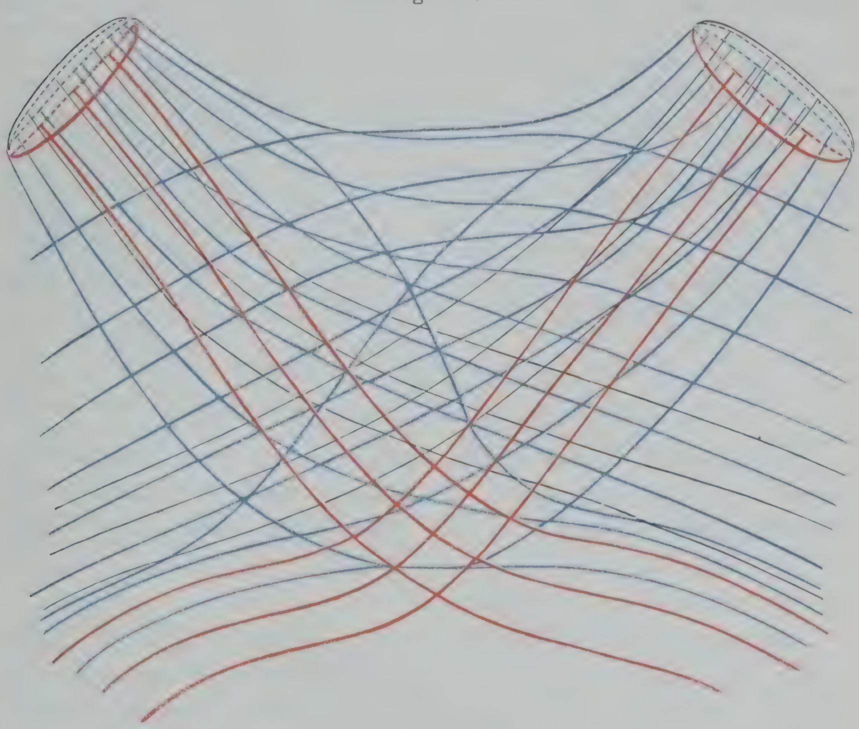
Die Kreuzung im Chiasma erfolgt nicht faserweise, sondern, wie schon in älteren Arbeiten sich angegeben findet (Biesiadecki, Michel, Scheel; eine sehr genaue historische Uebersicht s. bei Fritz), bündelweise, so zwar, dass sich die überaus zahlreichen und feinen Bündel nach Art eines Flechtwerkes verschlingen, indem die der einen Seite bald über, bald unter einem sie kreuzenden Bündel der anderen Seite hinweg verlaufen (Fig. 183). Die Bündel sind im ventralen Chiasmaabschnitt breiter und kräftiger als im dorsalen, wo sie immer feiner werden und auch an Zahl abnehmen. Die regelmässige Strohmattenstructur ist im mittleren Theil des Chiasma häufig gestört dadurch, dass die Bündel eines und desselben Nerven beim Uebergang in das Chiasma oder in diesem selbst nicht unter einander parallel bleiben, sondern eine abweichende Richtung einschlagen, so dass sie sich mit anderen Bündeln des gleichen Nerven kreuzen. Dadurch kommt das Bild eines unregelmässigen Flechtwerkes zu Stande (Fig. 183, blaue Linien). Dagegen verlaufen im dorsalen Abschnitt die einzelnen Bündel auch im Chiasma selbst unter einander parallel und streben auf möglichst directem Wege der entgegengesetzten Seite zu, so dass ein regelmässiges Flechtwerk zu Stande kommt. Die am meisten dorsal gelegenen Bündel (Fig. 183, rothe Bündel) kreuzen sich am meisten caudal und unter den kleinsten Winkeln. Von den Bündeln der mittleren Zone (Fig. 183, blaue Bündel) beschreiben die, die im Nerven lateral (caudal) liegen, einen caudalwärts gerichteten, stark convexen Bogen, um sich im caudalen Chiasmabezirk unter sehr stumpfen Winkeln mit den entsprechenden der anderen Seite zu kreuzen, die Bündel aus der axialen Gegend des Nerven gehen unter etwas kleinerem Winkel mehr oder minder direct auf die entgegengesetzte Seite, die medialen (vorderen) Bündel des Nerven endlich verlaufen zunächst in querer Richtung, um sich dann in schwachem, nach vorn convexem Bogen auf die laterale Seite des entgegengesetzten Tractus zu wenden. Diese Bündel, die die vordere Begrenzung des Chiasmas bilden, kreuzen sich unter sehr stumpfen Winkeln. Die ventralsten breiten Bündel

endlich kreuzen sich einfach unter stumpfen Winkeln (Fig. 183, schwarze Bündel).

Infolge des unregelmässigen Verlaufes der Bündel in den mittleren Zonen gehen einige Bündel allein während ihres Verlaufes von der Retina bis in den *Tractus opticus* eine dreifache Kreuzung ein. Denn erstens kreuzen sich die Bündel beider Nerven gegenseitig im Chiasma, zweitens vollziehen manche die



Fig. 183.



Verlauf der Faserbündel im Chiasma von Rana esculenta. Nach F. Fritz. Schwarz: ventralste, blau: mittlere, roth: dorsale Bündel.

eben angeführte Kreuzung und drittens kreuzen sich noch die Bündel jedes einzelnen Nerven bei ihrem Uebergange in die Retina unter sich selbst. Diese letztere Kreuzung, die schon Nicati (1875) constatirt hat, hängt mit der Vertheilung der Bündel bezw. Fasern in der Retina zusammen (s. Retina).

Die Masse des Chiasmas wird in ihrem nasalen Theile meist, jedoch nicht immer, in eine dorsale und eine ventrale Abtheilung zerlegt. Dies wird bewirkt durch die Neurogliaplatte (Wlassak), d. h. eine Masse von Gliafasern, die nach Fritz ihren Ursprung von Zellen des sogen. Basiswulstes (am Boden des *Lobus infundibularis*, Theil II, S. 78) nehmen. Von denselben Zellen geht eine Masse von Längsfasern caudalwärts aus, die den ventralen Umfang des Chiasmas eine Strecke weit überziehen.

Degenerationsversuche.

Enucleation des Bulbus oder Durchschneidung des *N. opticus* sind am Frosch wiederholt ausgeführt worden, theils um die Folgeerscheinungen an der Retina,

theils um die am Opticus kennen zu lernen (Berlin 1871, Scheel 1874, Colucci 1892, Wlassak 1893, Fritz 1900 u. A.). Die Durchschneidung des *N. opticus* kann entweder von dorsal oder (besser) von ventral (von der Mundhöhle aus) vorgenommen werden. Mit der speciellen Absicht, den Faserverlauf im Opticus auch durch die Degenerationsmethode festzustellen, führte Fritz die *Enucleatio bulbi* aus. Die von ihm gewonnenen Hauptergebnisse sind kurz folgende:

Niemals war in dem Nerv des intacten Auges das Bild einer degenerirenden Nervenfaser wahrzunehmen, niemals zeigte dieser Nerv eine Dickenabnahme, niemals wurde eine Faser gesehen, die aus dem intacten Nerven in den degenerirenden Tractus umgebogen wäre. Es ist somit auch dadurch die totale Kreuzung als erwiesen anzusehen. Die Degenerationserscheinungen spielen sich ausserordentlich langsam ab, endigen aber schliesslich mit einer völligen Verödung des dem enucleirten Auge angehörigen Nerven und Tractus. Genauer auf die von Fritz beobachteten Erscheinungen einzugehen, ist hier nicht der Ort, doch mag auf eine Begleiterscheinung aufmerksam gemacht sein, die es verdient, hervorgehoben und weiter verfolgt zu werden: es zeigten sich nämlich im Laufe der Degeneration die perivasculären Räume der Paraphysis und der *Plexus chorioidei* (*inferior* und *medius*) prall gefüllt mit zelligen Elementen und Körnchenkugeln, wie sie auch im degenerirenden Nerven selbst beobachtet werden.

d) Die einzelnen Theile des Augapfels.

A. Die Faserhaut, Tunica fibrosa.

d) Die einzelnen Theile des Augapfels.

A. Die Faserhaut, *Tunica fibrosa.*

Die Faserhaut des Augapfels lässt einen grösseren hinteren Abschnitt, die Sclera, und einen kleineren vorderen Abschnitt, die Cornea, unterscheiden (S. 763). Ueber die Auffassung der Faserhaut s. oben, S. 772.

a) Die weisse Haut, Sclera.

a) Die weisse Haut, Sclera.

Die Sclera, die etwa drei Viertel der ganzen *Tunica fibrosa* bildet, besitzt eine Dicke von etwa 0,4 mm. Im frischen Zustande ist sie, soweit sie frei liegt, durchscheinend, so dass die schwarze Chorioidea mit ihren metallisch glänzenden Flecken durch sie hindurchschimmert. Der distale, an die Cornea grenzende Bezirk wird von der Conjunctiva überzogen, die hier ein dichtes Lager von Pigmentzellen (Melanophoren und Xantholeukophoren) enthält und damit einen am lebenden Auge leicht auffallenden, die Cornea umgebenden gelblichen oder grünlichen Ring bildet (s. Conjunctiva).

Die Sclera besteht in ihrer grösseren hinteren Hälfte aus zwei Lagen: 1. einer inneren Knorpellage, 2. einer äusseren festen fibrösen Lage. Der Knorpel reicht distalwärts nicht bis an die Corneagrenze, sondern hört früher auf (etwas distalwärts von der Insertionsebene der geraden Muskeln, Helfreich), so dass der vorderste Theil der Sclera, der in die Hornhaut übergeht, nur fibrös und daher weich, nachgiebig ist. In die fibröse Schicht der Sclera geht proximal die

äussere Sehnervenscheide über, weiter distal strahlen die Augenmuskeln in sie ein; vorn verbindet sich mit ihr die Conjunctiva. Wo die Scleraoberfläche frei liegt, schliesst sich lockeres episclerales Bindegewebe an sie an, das in das Bindegewebe der Umgebung übergeht und besonders in der Umgebung des Sehnerveneintrittes (auch um den Nerven selbst) eine dicke Schicht bildet. In ihm laufen Gefässe und Nerven.

Der Knorpel der Sclera wird am Augenhintergrunde (temporal von dem proximalen Pol) durch den Sehnerven durchbohrt. Das dadurch gebildete *Foramen opticum sclerae* begrenzt er mit einem verdünnten zugeschärften Rande, doch verdickt er sich rasch auf das Maximum seiner Dicke, um sich distalwärts wieder zu verdünnen und vor der Insertionsebene der geraden Augenmuskeln ganz aufzuhören. In der Umgebung des Sehnerven wird er von einigen kleinen Löchern für die *Nn.* und *Aa. ciliares* durchbohrt. Er besteht aus einer nur wenige Zelllagen dicken Schicht hyalinen Knorpels ohne weitere Besonderheiten. Am *Foramen opticum sclerae* setzt sich das fibröse Gewebe der äusseren Sehnervenscheide auch auf die Innenfläche des Scleralknorpels fort, wo es sehr bald ausserordentlich dünn wird, aber auf Schnitten durch die von Strecke zu Strecke ihm eingelagerten Kerne verfolgbar bleibt. Am distalen Rande des Knorpels geht es in den vorderen rein fibrösen Theil der Sclera über. Ich stehe nicht an, diese dünne Schicht als inneres Perichondrium des Scleralknorpels zu betrachten. (Vergleicht man den Scleralknorpel mit dem Knorpel des Primordialcraniums, so würde die gebildete Schicht als Repräsentant der Dura zu gelten haben.) Ewetsky beschreibt an der Innenfläche des Scleralknorpels ein Endothel, das den Perichorioidealraum begrenzt. Ob es mit der eben erwähnten Lage identisch ist oder in welchem Verhältniss sonst es zu ihr steht, bleibt noch festzustellen.

Der fibröse Antheil der Sclera besteht aus Bindegewebsbündeln, die sich unter einander kreuzen, doch ohne die Regelmässigkeit wie in der Cornea. In der Umgebung des *Foramen opticum sclerae*, wo die äussere Sehnervenscheide in sie übergeht (das *Spatium intervaginale* hört früher auf), ist die fibröse Schicht sehr dick, weiter distalwärts bildet sie nur eine dünnere Lage auf der Aussenfläche des Knorpels. Noch weiter distal nimmt sie wieder an Dicke zu, und vor dem Knorpel bildet sie die Sclera allein. In der Umgebung der Cornea finden sich in der fibrösen Sclera Melanophoren.

Nerven der Sclera.

Mit Hülfe der Goldmethode hat Helfreich 1870 das Vorkommen zahlreicher Eigennerven in der Sclera des Frosches beschrieben. Nach seiner Schilderung stammen die fraglichen Nerven von vier bis fünf Stämmchen, die in dem äusseren Theil der Bindegewebsscheide des *N. opticus* verlaufen, in der unmittelbaren Umgebung des Sehnerveneintritts in dem lockeren episcleralen Gewebe ein kreisförmig gewundenes Geflecht bilden und hierauf in die *Pars fibrosa* der Sclera eintreten. In dieser verlaufen sie, immer noch markhaltig und unter mehrfacher Theilung, nach vorn, wobei sie sich gleichzeitig der Knorpellage nähern, und verlieren dann ihr Mark. Die nackten Axencylinder erfahren ebenfalls durch fortwährende Theilung eine rasche Zunahme ihrer Zahl, bilden, indem sie sich vielfach durchkreuzen, aber nirgends mit einander verschmelzen, ein wirkliches reiches Geflecht und laufen schliesslich in einfach freie spitze Enden aus, sehr nahe der

Knorpellage. In diese selbst dringt kein Nerv ein. Die Ausbreitung der gröberen Stämme liess sich bis über den Aequator hinaus nach vorn verfolgen, das Geflecht der Axencylinder zeigte sich in den hinteren Partien, wie in den mittleren und vorderen.

Helfreich's Angaben werden von Hoyer bezweifelt, der der Ansicht ist, dass die Nerven, die Helfreich in der Sclera gesehen, alle nach vorn zur Cornea ziehen (s. Nerven der Cornea).

Sicher ist, dass, wie Helfreich beschreibt, sich in der Umgebung des Sehnerveneintritts einige markhaltige Nervenstämmchen im episcleralen Bindegewebe finden, die *Nn. ciliares*, deren Herkunft im II. Theil (S. 131) besprochen wurde. Von ihrem weiteren Verlaufe kann ich nur berichten — was auffallender Weise weder Helfreich noch Hoyer angeben —, dass bereits in der Umgebung des Sehnerveneintritts mehrere starke Stämmchen durch eigene Foramina die Sclera durchbohren und zwischen dieser und der Chorioidea weiter verlaufen. Genauer verfolgt habe ich sie wie die in der Sclera selbst weiterziehenden Nerven nicht.

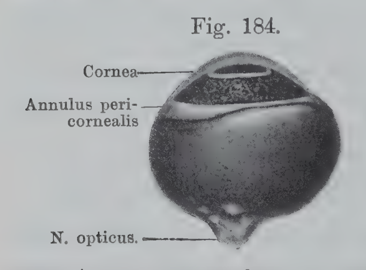
Ueber Blut- und Lymphgefässe der Sclera liegen specielle Angaben nicht vor; der sogen. *Sinus venosus sclerae* (Schlemm'scher Canal) wird bei dem *Ligamentum pectinatum iridis* besprochen werden (s. Iris).

b) Die Hornhaut, Cornea.

b) Die Hornhaut, Cornea.

Die durchsichtige Hornhaut (Fig. 184) ist recht beträchtlich und dabei, wie Hirschberg besonders hervorhebt, auch ausserordentlich regelmässig gewölbt; der Krümmungsradius im Pupillargebiet beträgt etwa 4 bis 5 mm (Hirschberg). Die Breite der Hornhaut beträgt durchschnittlich 7 mm; der Verticaldurchmesser ist nach Leuckart gewöhnlich um ein Siebentel kürzer als der horizontale.

Fig. 184.



Rechtes Auge von Rana esculenta, von unten. 3 mal vergrössert.

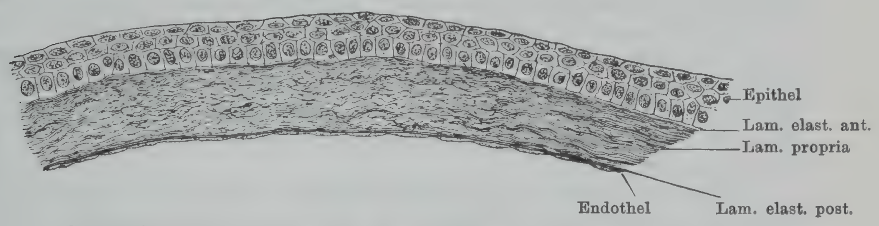
Bei maximal vortretendem (weit offenem) Auge liegt die ganze Cornea frei, begrenzt von dem pericornealen gelblichen oder grünlichen, schon bei der Sclera erwähnten Ring, der seine Entstehung der Conjunctiva verdankt. Er ist nasal und temporal am breitesten, unten und oben schmäler, oben manchmal ganz unterbrochen. Meist jedoch schneidet der freie Nickhautrand den Bulbus so, dass er den unteren Theil des pericornealen Ringes oder selbst noch den unteren Rand der Cornea deckt.

Die starke Krümmung macht die Hornhaut zu einem sehr wesentlichen lichtbrechenden Medium und nähert das Auge des Frosches dem der Landthiere. Als lichtbrechendes Medium kommt sie jedoch nur in der Luft zur Wirksamkeit wegen des erheblich stärkeren Lichtbrechungsvermögens der Corneasubstanz gegenüber dem der Luft. Im Wasser dagegen fällt die brechende Kraft der Hornhaut fort, da das Wasser etwa den gleichen Lichtbrechungscoefficienten be-

sitzt wie das Hornhautgewebe. Daher werden die Frösche im Wasser hypermetropisch.

Die Hornhaut als Ganzes ist nur theilweise eine Fortsetzung der Sclera; an ihrem Aufbau nehmen auch noch andere Componenten Theil. Vor Allem kommt hier in Betracht die Bindehaut, d. h. die modificirte Partie der äusseren Haut, die hauptsächlich das vordere Hornhautepithel liefert; ob auch eine subepitheliale Schicht der Hornhaut (etwa die sogen. *Lamina elastica anterior*) auf das Corium zurückzuführen ist, bleibe dahingestellt. Sicherlich ist die bindegewebige Grundlage der Hornhaut, die *Substantia propria*,

Fig. 185.



Querschnitt durch die Hornhaut von Rana esculenta. 185 mal vergrössert.

in der Hauptsache (wenn nicht ganz) die Fortsetzung der Sclera. Schliesslich kommen an der proximalen, der vorderen Kammer zugekehrten Oberfläche der Hornhaut noch zwei Lagen hinzu: die *Lamina elastica posterior* und ein Endothel, die genetisch mit dem Bindegewebe der Iris (der Gefässhaut) zusammengehören (Fig. 185). Es werden somit an der Hornhaut fünf Schichten unterschieden: 1. Epithel, 2. *Lamina elastica anterior*, 3. *Substantia propria*, 4. *Lamina elastica posterior*, 5. *Endothelium camerae anterioris.*

1. Epithel.

Das Epithel der vorderen Hornhautfläche ist ein geschichtetes Plattenepithel, das sich aus drei bis vier Zelllagen aufbaut. Die genaueren Formen der Zellen wurden durch Isolation festgestellt (Rollet, Langerhans). Die Elemente der untersten Schicht sind hoch, „cylindrisch", doch nicht alle von gleicher Höhe; manchmal durch Verschmälerung des Fussendes keulenförmig. Das basale Ende zeigt einen glänzenden, scheinbar homogenen Fusssaum, der aber, wie Langerhans findet, kleine Zähnchen zur Verbindung mit der unterliegenden Bindegewebsschicht trägt. Auch ihre obere Fläche ist mit kleinen Stacheln (Intercellularbrücken) besetzt. Die Zellen der mittleren Schicht sind sehr mannigfach gestaltet: meist haben sie, nach Langerhans, die Form einer Kappe, deren Höhle nach abwärts sieht und die Kuppe der Cylinderzellen deckt, während von ihrem Rande aus längere und kürzere Fortsätze zwischen die Cylinderzellen eindringen. Die ganze sehr verschieden gestaltete Höhlung an der Unterfläche dieser Zellen ist mit feinen Stacheln besetzt, die denen der unteren Lage entsprechen. Die obere

Fläche dieser mittleren Zellen ist wie die der unteren kuppelförmig gewölbt und mit feinen Stacheln besetzt. Manchmal schieben sich zwischen diese Zellschicht und die oberste noch einzelne Elemente, die in ihrer Form denen der eben beschriebenen zweiten Lage gleichen, meist sind aber die letzteren direct in tiefe Höhlen an der Unterfläche der oberflächlichen Zellen eingefügt (Langerhans). Die Zellen der obersten Schicht sind, von der Fläche betrachtet, polygonal, fünf- oder sechseckig, dabei abgeplattet und an der Unterfläche mit den erwähnten Höhlungen versehen; jede Zelle betheiligt sich gewöhnlich an der Bildung mehrerer Höhlen. Die Unterfläche ist mit Stacheln besetzt, die niedrigen Seitenflächen sind stachellos. Die Oberfläche ist glatt, deutlich doppelt conturirt. Somit finden sich zwischen den Zellen aller Schichten Intercellularbrücken und Intercellularlücken, ausser zwischen den einzelnen Elementen der obersten Lage. Die Zellen der obersten Lage sind die Fortsetzung des *Stratum corneum* der übrigen Epidermis, werden aber, wie Ewald und Kühne gezeigt haben, durch Trypsin bis auf die Kerne völlig zerstört, bestehen also nicht aus Hornsubstanz. Der deutlich doppelt conturirte Saum an ihrer Oberfläche dürfte aber doch wohl einer Cuticula, wie sie an der übrigen Epidermis vorkommt, entsprechen. Ueber die Frage, ob das Epithel der Cornea sich an der Häutung betheiligt, konnte ich directe Angaben nicht finden; bei Salamandra bleibt es, wie Pfitzner berichtet, von der Häutung ausgeschlossen. Flaschenzellen (s. S. 468) fehlen im Epithel der Cornea.

Alle Zellen, auch die der obersten Schicht, enthalten einen Kern und zeigen eine ziemlich gleichmässige Granulirung. Die Körner liegen hauptsächlich in der Umgebung des Kernes, sind bezüglich Grösse und Zahl einem gewissen Wechsel unterworfen, fehlen aber nie vollständig (J. Arnold 1900). In den Zellen der tiefsten Schichten constatirte S. Mayer stets sehr zahlreiche Mitosen, die auf starke Vermehrungsprocesse schliessen lassen. Ausserdem finden sich im Epithel mehr oder minder zahlreich Sternzellen, wie sie auch in der Epidermis der Haut vorkommen und von S. Mayer als untergehende Epithelzellen aufgefasst werden. Beide Befunde bringt S. Mayer in Zusammenhang mit einander: fortwährend gehen Epithelzellen zu Grunde und werden durch neu producirte Elemente ersetzt. Genaueres s. S. 467, 468.

Wanderzellen sind im Epithel der Froschcornea ebenfalls beschrieben worden; v. Recklinghausen, Engelmann, J. Arnold u. A. konnten ihre Bewegungen verfolgen. Nach Engelmann sind sie kleiner als die der *Substantia propria* und besitzen in der Regel zwei bis drei Kerne; auch stellt Engelmann einen Uebertritt von Wanderzellen aus der *Substantia propria* in das Epithel entschieden in Abrede. — Wie S. Mayer gezeigt hat, fällt ein Theil der oft in Schnittbildern als Wanderzellen gedeuteten Elemente in die Kategorie der oben erwähnten Sternzellen, deren active Bewegungsfähigkeit mindestens fraglich ist.

2. *Lamina elastica anterior.*

Die sogenannte *Lamina elastica anterior* ist keine elastische Membran, sondern steht in ihren Eigenschaften den gewöhnlichen Hornhautlamellen sehr nahe, besitzt aber ein sehr viel dichteres fibrilläres Gefüge (Engelmann). Von der eigentlichen Corneasubstanz findet Engelmann sie zwar deutlich, aber nicht so scharf wie die *Elastica posterior* abgegrenzt. Sie wird von den perforirenden Nervenfasern durchbrochen, die aus der *Substantia propria* in das Epithel eindringen; die durch die Nerven in der Elastica erzeugten Löcher nennt Engelmann: Nervenporen.

Für die Froschcornea hat Engelmann das Vorhandensein einer besonderen

Elastica anterior nachgewiesen, Hoyer bestätigt dasselbe, auch Waldeyer schliesst sich beiden Autoren an.

3. *Substantia propria.*

Die *Substantia propria*, die directe Fortsetzung des fibrösen Antheiles der Sclera, besteht aus einer faserigen Intercellularsubstanz, der zahlreiche fixe zellige Elemente sowie reichliche Nerven eingelagert sind, und in der in verschiedenen Mengen Wanderzellen gefunden werden. Die Intercellularsubstanz ist aus sehr feinen Bindegewebsfibrillen zusammengesetzt, die, zu Bündeln vereinigt, Lamellen bilden (Swaen). Die Dicke der Fibrillen beträgt nach Engelmann höchstens 0,1 μ, die der Lamellen etwa 4 μ; die Lamellen sind concentrisch zur Hornhautoberfläche in etwa 15 bis 20 Schichten über einander gelagert. Innerhalb der Lamellen laufen die Bündel parallel. In den auf einander folgenden Lamellen kreuzen sich dagegen die Fibrillenbündel unter Winkeln von nahezu 90°, so dass bei der Untersuchung des senkrechten Hornhautdurchschnittes im polarisirenden Mikroskop abwechselnd dunkle und helle Streifen sichtbar werden (His 1856). Die Lamellenbildung ist beim Frosch sehr ausgesprochen, doch treten an manchen Stellen Faserplatten aus einer Schicht in eine andere über (Engelmann). Die Fibrillenbündel der Cornea sind Fortsetzungen von denen der Sclera, ihre Anordnung zu den regelmässigen Lamellen tritt aber erst in der Cornea ein.

Fuchs (1876) hat noch genauer den Bündelverlauf in den einzelnen Lamellen verfolgt: er findet, dass, abgesehen von den beiden hintersten Lamellen, in denen sich die Bündel nach allen möglichen Richtungen durchkreuzen, die (etwa 16) übrigen Schichten eine ganz bestimmte Gesetzmässigkeit zeigen. Der Winkel, den die Bündel in zwei auf einander folgenden Lamellen bilden, ist nur ungefähr ein rechter; in zwei alternirenden Lamellen laufen daher die Fibrillen nicht genau parallel, sondern so, dass sie, wenn man von der Vorderfläche der Hornhaut gegen die Descemet'sche Haut fortschreitet, in jeder zweiten Lamelle eine Drehung von etwa $12^1/_2{}^0$ nach rechts zeigen. Für die ganze Dicke der Hornhaut beträgt die Drehung etwa 97°, und die geraden Lamellen in den untersten Schichten zeigen ungefähr denselben Verlauf der Spaltrichtung, wie die ungeraden Lamellen in den obersten Schichten und umgekehrt. Daraus würde resultiren, dass in der Gesammthornhaut thatsächlich die Fibrillen in allen möglichen Meridianen verlaufen.

Am Rande der Hornhaut ist die fibrilläre Zerklüftung manchmal sehr deutlich, und hier beobachtete Engelmann gelegentlich, dass freie Pigmentkörnchen von den Pigmentzellen des Scleralrandes her in die interfibrillären Spalten eindringen. In einzelnen Fällen sah Engelmann, dass sie von vorbeikriechenden Wanderzellen aufgenommen und weiter mitgeführt wurden.

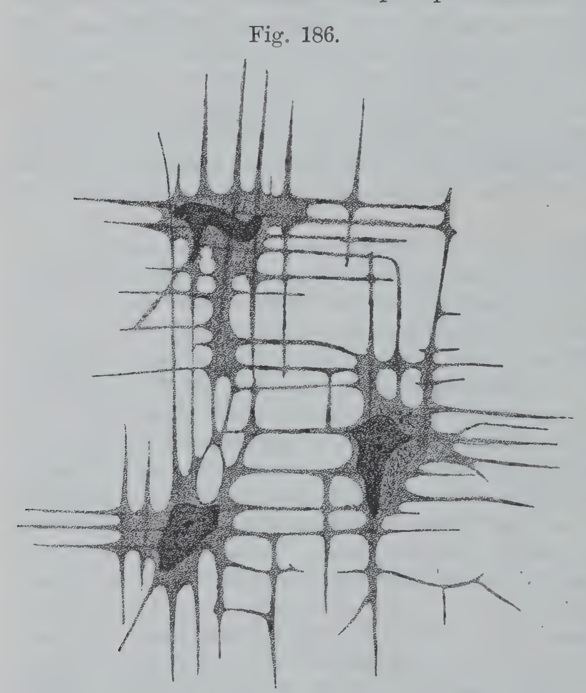
Die Fibrillen der Hornhaut, auch der des Frosches, wurden zuerst von Rollet (1858) mit Hülfe von übermangansaurem Kalium isolirt. Die Untersuchung der Hornhaut in polarisirtem Licht, aus der sich der Beweis für ihre Zusammensetzung aus Lamellen mit verschiedener Spaltrichtung ergab, wurde schon von His (1856) vorgenommen.

Die Substanz zwischen den Fibrillen wird gewöhnlich als Kittsubstanz aufgefasst und bezeichnet; schon Engelmann (1867) ist aber aus der Beobachtung der Wanderzellen in der Hornhaut zu dem Schluss gekommen, dass die feinen Zwischenräume zwischen den Fibrillen von einer Flüssigkeit ausgefüllt sind, in der sich die genannten Zellen, ohne grosse Widerstände überwinden zu müssen, fortbewegen können. Die Frage nach der Existenz eines selbständigen präformirten

Canalsystemes zwischen den Lamellen und Bündeln wird nach Betrachtung der Hornhautzellen zur Sprache kommen.

Zwischen den Lamellen der Hornhaut liegen die fixen Hornhautzellen. Es sind membranlose platte Gebilde mit körnigem Protoplasma, einem platten, mannigfach gestalteten Kern und mit zahlreichen, reich verzweigten dünnen Ausläufern versehen (Fig. 186). Die Ausläufer und ihre Zweige verlaufen zum grösseren Theil in der Ebene der Zelle, also zwischen den Lamellen, zum Theil durchsetzen sie zwischen den Bündeln die Lamellen senkrecht. Die interlamellären können als Fortsätze erster Ordnung, die interfasciculären als Fortsätze zweiter Ordnung bezeichnet werden (Swaen). Indem die Ausläufer benachbarter Zellen (wenigstens die meisten) unter einander zusammenhängen, kommt ein die Hornhaut durchsetzendes protoplasmatisches Gitterwerk zu Stande. Die interlamellären Ausläufer bilden dabei ein flächenhaft ausgebreitetes Netzwerk, dessen Maschen vielfach sehr regelmässig rechteckig gestaltet sind. Letzteres hängt zusammen mit der Structur der Lamellen, zwischen denen die Zellen liegen (His), und zwar folgen die Zellfortsätze und ihre Nebenäste dem Verlaufe der Fibrillenbündel (Swaen, Ranvier). Da nun diese sich in auf einander folgenden Lamellen nahezu rechtwinklig kreuzen, so kommt auch eine entsprechende rechtwinklige Anordnung der Zellfortsätze zu Stande. Endlich zeigen die Zellen auch auf ihrer oberen und ihrer unteren Fläche Druckleisten, indem ihr Protoplasma mehr oder weniger tief zwischen die Bündel der anliegenden Lamellen eindringt. Die Druckleisten der oberen Fläche verlaufen etwa rechtwinklig zu denen der unteren Fläche, ebenfalls in Folge des Verlaufes der Fibrillen (Swaen, Fuchs, Ranvier). Aus diesen Druckwirkungen darf geschlossen werden, dass die Zellen den Lamellen eng anliegen, und dass somit zwischen ihnen und den Lamellen keine besonderen Räume bestehen (v. Ebner).

Fig. 186.



Netz der Hornhautzellen und ihrer Ausläufer. Nach A. Swaen.

Nach starken Inductionsströmen beobachtete Rollet an der Froschcornea eine Contraction der fixen Hornhautzellen, deren Verkleinerung das Auftreten eines Spaltraumes zwischen den Zellen und den anliegenden Lamellen zur Folge hat.

Zellen, die in ihrem Verhalten von den eben geschilderten abweichen, hat

Swaen beschrieben; speciell die Zellen der hintersten Corneaschichten sind unregelmässiger gestaltet, wie hier auch der Verlauf der Fibrillenbündel unregelmässiger ist.

Die am meisten umstrittene Frage aus der Lehre von der Hornhautstructur ist die nach dem Verhalten der Zellen und ihrer Ausläufer zu den Lamellen und Bündeln. Nach v. Recklinghausen (1862) liegen jene innerhalb eines die ganze *Substantia propria* durchsetzenden Systemes von Saftcanälen, ohne diese Räume jedoch ganz zu erfüllen. Gegen diese Annahme eines besonderen präformirten Canalsystemes hat speciell für den Frosch Engelmann (1867) Einwände erhoben: nach ihm liegen die Zellen wie ihre Ausläufer den Lamellen und Fibrillen eng an, ohne dass ausserdem noch besondere Räume bestehen. Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass die Zellen und ihre Ausläufer durch Wanderzellen oder Injectionsflüssigkeiten verdrängt werden können, so dass thatsächlich Zwischenräume zwischen ihnen und den Fasermassen entstehen, wie auch solche Zwischenräume in Folge von Schrumpfung der Zellen nach Einwirkung von Reagentien eintreten können. (Siehe auch oben die Beobachtung von Rollet an den fixen Hornhautzellen.) Nach dieser letzteren Auffassung würde die Berechtigung, das von den Zellen und ihren Fortsätzen eingenommene Raumsystem mit einem besonderen Namen zu belegen, fortfallen, da die Räume eben normaler Weise vollständig ausgefüllt werden.

Beide Anschauungen und die sich daraus ergebenden weiteren Fragen: Verhalten der supponirten Hohlräume zu der interlamellären und interfasciculären „Kittsubstanz“, Fehlen oder Vorhandensein selbständiger Wandungen u. s. w., sind ausserordentlich oft ventilirt und mit den verschiedensten Methoden untersucht worden (Imprägnation mit Chlorgold oder *Argentum nitricum*, Injectionen, Beobachtungen am lebenden Thier: Ihlder glaubt am lebenden Frosch Beobachtungen gemacht zu haben, die zu Gunsten präformirter Safträume sprechen), doch ist eine Einigung darüber bisher nicht erzielt. Genauer auf die Controverse über diesen Punkt einzugehen, kann hier jedoch unterbleiben, da es sich um eine Frage handelt, die die Cornea aller Wirbelthiere in gleicher Weise betrifft, und eine Berücksichtigung der an anderen Formen constatirten Befunde nicht hierher gehört (siehe die Darstellung von v. Ebner in Kölliker's Handbuch der Gewebelehre, Bd. 3, 1902).

Wanderzellen.

Ausser den fixen Hornhautzellen kommen auch unter normalen Verhältnissen in der *Substantia propria* verschieden zahlreiche Wanderzellen (v. Recklinghausen 1863) leukocytärer Natur vor. Sehr ausführliche und eingehende Beobachtungen über ihr Verhalten in der Froschcornea verdanken wir v. Recklinghausen (1863) und Engelmann (1867). Die Bewegungen der Zellen erfolgen schnell und unter vielfachem Gestaltwechsel; dabei aber bewegt sich, wie Engelmann besonders hervorhebt, eine und dieselbe Zelle auf einem kleinen Gebiete oft auf so verschiedenen Wegen kreuz und quer, dass die Existenz bestimmer präformirter Canäle (die v. Recklinghausen annahm) ausgeschlossen erscheint. Es ist vielmehr nach Engelmann anzunehmen, dass sie sich in der Flüssigkeit vorwärts bewegen, die sich zwischen den Fibrillen findet, und dass sie somit nur nöthig haben, die Fibrillen etwas aus einander zu drängen. Natürlich können sie auf ihrem Wege auch in Berührung mit den fixen Hornhautzellen und ihren Ausläufern gerathen und diese von den Wänden der Räume, in denen sie liegen, abdrängen. Ein Durchwandern durch die *Elastica anterior* kommt nach Engelmann nicht vor.

4. *Lamina elastica posterior* (Descemeti).

Die *Elastica posterior* ist eine homogene elastische Membran von etwa 15 μ Dicke (Engelmann). Sie ist sehr deutlich, glänzend, von der *Substantia propria* scharf abgesetzt. Ueber das Aufhören der Descemet'schen Haut an der Peripherie der Hornhaut und ihr Verhalten zu dem *Ligamentum pectinatum iridis* (siehe *Corpus ciliare*) ist Genaues bisher nicht bekannt.

5. *Endothelium camerae anterioris.*

Der Hinterfläche der *Elastica posterior* sitzt das Endothel der vorderen Augenkammer auf, das aus einer einfachen Schicht grosser polygonaler Zellen besteht. An diesen Zellen beschrieb schon 1864 Klebs Erscheinungen, die auf das Vorhandensein intercellulärer Brücken und auf Bewegungsvorgänge des Protoplasmas schliessen liessen. Eine specielle Untersuchung hierüber verdanken wir Ewetsky (1875). Danach besteht jede Endothelzelle aus einem kernführenden, mit Ausläufern versehenen Protoplasmahaufen und einer homogenen polygonalen Platte. Letztere grenzt an die vordere Kammer, sie stellt eine Ausscheidung, eine Art Cuticula, des tiefer gelegenen Protoplasmakörpers dar. Die Protoplasmakörper hängen durch ihre Ausläufer (Intercellularbrücken) unter einander zusammen. Durch Versilberung lassen sich die Kittlinien zwischen den Platten darstellen, die dann regelmässige polygonale Figuren ergeben. Die Ausläufer der Protoplasmakörper sind beim Frosch zahlreich, kurz und dick, nur an der Peripherie der Hornhaut manchmal so lang, dass fast der ganze Zellleib zur Bildung der Ausläufer verwendet erscheint. Das Protoplasma ist körnig (J. Arnold hat die Granula am lebenden Thier gefärbt); die Kerne sind, der Zeichnung von Ewetsky entsprechend, meist nierenförmig (auf diese Nierenform hat Ballowitz kürzlich wieder aufmerksam gemacht und sie in Verbindung gebracht mit der Vergrösserung der Zellen). Gewöhnlich sind die Zellen uninucleär, nicht so selten kommen zweikernige, viel seltener mehrkernige Zellen vor. In einem Fall beobachtete Ewetsky an einer anscheinend ganz normalen Froschcornea sehr grosse Riesenzellen mit 7 bis 20 Kernen; um diese herum lagen einige kleinere mit 2 bis 4 Kernen. Die Bewegungen, die Klebs an den Protoplasmakörpern und ihren Ausläufern wahrnahm, hat Ewetsky nicht gesehen.

Auch Swaen (1876) unterscheidet an den Endothelzellen der Hornhaut zwei Lagen: eine homogene Platte und einen körnigen Protoplasmakörper, dem active Beweglichkeit zukommt; doch liegt nach ihm die Platte der *Elastica posterior* an, während der Protoplasmakörper dem *Humor aqueus* zugekehrt sein soll.

Das Endothel der Froschcornea ist vielfach zum Studium der Regenerationserscheinungen an Endothelien benutzt worden: siehe die Arbeiten von Ewetsky, Eberth und vor Allem die von Schottländer (1888), in der auch die sehr reichhaltige diesbezügliche Literatur zusammengestellt ist.

Nerven der Cornea.

Die Cornea enthält ausserordentlich reichliche Verzweigungen von Nerven, die in ihr Geflechte bilden und theils in der *Substantia propria*, theils im Epithel enden. Sie stammen von den *Nn. ciliares* (Theil II, S. 131), von denen auch die Nerven der Sclera herzuleiten sind. Nach Hoyer (1873) verlaufen die für die Hornhaut bestimmten Nerven ausserhalb des Augapfels distalwärts und senken sich erst an der distalen Grenze des Knorpels in den rein fibrösen Theil der

Sclera ein. (Die zwischen der Sclera und Chorioidea verlaufenden, auf S. 778 erwähnten Nerven hat Hoyer nicht gesehen; es bleibt daher noch festzustellen, ob dieselben nicht auch einen Antheil an der Versorgung der Cornea besitzen.) In der Sclera bilden die Nerven um den Rand der Hornhaut herum zunächst aus markhaltigen Fasern bestehende gröbere Geflechte, aus welchen weiterhin die in die Cornea eintretenden Stämmchen markhaltiger Fasern (etwa 30 an der Zahl), sowie die zahlreichen marklosen Fasern hervorgehen, die (Engelmann, Kölliker, Hoyer) vereinzelt oder zu zweien oder dreien aus der Sclera in die Cornea eindringen. Der Eintritt der markhaltigen wie der marklosen Fasern erfolgt nach Engelmann nahe der *Elastica posterior*, in der Höhe der zweiten bis dritten Zellschicht der *Substantia propria*, von hinten her gerechnet, und in diesen hinteren Partien der Hornhaut finden sich auch die reichsten Geflechtbildungen der Nerven.

Die Mehrzahl der markhaltigen Fasern läuft nach Engelmann Anfangs etwa 0,2 bis 0,5 mm weit in einer gerade auf das Centrum der Hornhaut zielenden Richtung; nur eine kleine Anzahl tritt dicht am Hornhautrande nahezu rechtwinkelig von den grösseren Stämmchen ab, um erst eine Strecke weit parallel dem Hornhautrande zu verlaufen und dann nach dem Hornhautinnern umzubiegen. Der Markgehalt der Fasern verschwindet plötzlich, und zwar durchschnittlich in einer Entfernung von 0,3 bis 0,5 mm vom Scleralrand. Alsdann lösen sich alle gröberen Stämmchen (Stämme erster Ordnung) durch wiederholte dichotomische Theilung in eine Anzahl Bündel markloser Fasern auf, die sich unter einander zu einem reichen, weitmaschigen Nervengeflecht verbinden (grobmaschiger Stromaplexus, Waldeyer). Die marklosen Fasern in diesem Geflecht werden noch von der Schwann'schen Scheide bekleidet; nach W. Wolff sind sie auch noch von einem besonders modificirten Mark (Corneamark) umgeben, das nur den Fettgehalt verloren hat. Aus dem groben Plexus gehen einerseits Fasern hervor, die in der *Substantia propria* bleiben, andererseits solche, die in das Epithel eindringen.

Die auf die *Substantia propria* beschränkt bleibenden Nervenausbreitungen bilden einen sehr reichen Plexus feinster blasser Nervenfasern, der die hintersten Schichten der Hornhaut durchspinnt. Die Verzweigungen, Anastomosen und Kreuzungen der Fasern vollziehen sich hier meist unter rechten Winkeln (Nerven der hinteren Hornhautlagen, Kölliker; feinmaschiger Stromaplexus, Waldeyer). Die sehr feinen Fasern, die den Plexus bilden, entstammen aber nicht nur den Bündeln des groben Plexus, von denen sie sich an verschiedenen Stellen abzweigen (entweder von vornherein als Einzelfasern oder zu sehr wenigen vereint, die sich bald trennen), sondern auch von den feinen marklosen Fasern, die schon als solche aus der Sclera in die Hornhaut eintreten und an dem groben Plexus keinen Antheil nehmen. Der ganze ausserordentlich reiche feinfaserige Plexus, in dem auch Theilungen der feinsten Fasern häufig sind, liegt in den tiefen Schichten der Cornea; nur zuweilen gelangen Fasern bis in die mittelsten Lamellen, im vordersten Drittel der Corneasubstanz endigen nur äusserst wenige (Engelmann). Der reichste Theil des Plexus findet sich nach Kölliker zwischen

dem gröberen Plexus und der *Elastica posterior*, und zwar zum Theil dicht an dieser, der andere Theil unmittelbar vor dem gröberen Plexus. Was die letzten Enden der Fasern des Plexus anlangt, so hat sich die Annahme eines Zusammenhanges derselben mit den Hornhautkörperchen (Kühne, Lipmann, Lavdowsky u. A.) als unhaltbar erwiesen, dagegen sprechen die meisten Beobachtungen dafür, dass aus dem geschilderten Plexus Fasern hervorgehen, die im Bindegewebe der Cornea frei enden. Neuerdings hat W. Wolff solche Endigungen, und zwar unter Auslaufen der Fasern in feine Spitzen, beschrieben.

Die in das Epithel gelangenden Nerven entstammen ebenfalls theils dem groben Stromaplexus, theils den selbständig in die Cornea eintretenden Bündelchen markloser Fasern. Die gröberen Stämmchen sind entweder Bündel feinster blasser Fasern oder noch ungetheilte dicke blasse Axencylinder, die feineren bestehen nur aus einem oder sehr wenigen äusserst feinen Nervenzweigen (Engelmann). Alle, mögen sie aus dem groben Plexus stammen oder vom Rande der Cornea her in diese eindringen, ohne an dem Plexus Theil zu nehmen, steigen direct gegen das Epithel hin auf und durchbohren die *Elastica anterior* (daher: durchbohrende Fasern, *Fibrae perforantes*, Kölliker, Engelmann). Die Durchtrittsstellen der Nerven durch die *Elastica anterior* nennt Engelmann: Nervenporen. Die Zahl der *Fibrae perforantes* ist nicht unbeträchtlich; Kölliker zählte in einem Goldpräparate an etwa einem Dritttheil der Cornea 67. Alle Fasern, die die *Elastica anterior* durchbohrt haben, sind nackte Axencylinder ohne jede Scheide; sie bilden sofort nach ihrem Eintritt in das Epithel, unter vielfacher Theilung, einen zwischen der basalen Cylinderzellschicht gelegenen *Plexus subepithelialis*, in dem, wie Engelmann findet, sich die Fasern nur äusserlich an einander legen und kreuzen, eine wirkliche Anastomose, also Verschmelzung von zwei oder mehreren Nervenfäden aber wahrscheinlich nicht vorkommt. Aus diesem subepithelialen Plexus, der am Boden des Hornhautepithels ein, die ganze Hornhautoberfläche überspinnendes dichtes Netzwerk feinster Nervenfäden bildet (Engelmann), gehen endlich feine Fäden hervor, die intraepithelial unter vielfacher Verzweigung und Anastomosenbildung (Arnstein) gegen die oberflächlicheren Epithellagen hin verlaufen und schliesslich frei zwischen den Zellen enden. Sie erreichen die äussere Oberfläche des Epithels nicht (Hoyer, Engelmann, Kölliker).

Zur Literatur über die Froschhornhaut.

Die Cornea des Frosches ist ein ausserordentlich häufig untersuchtes Gebilde; schon 1868 konnte F. A. Hoffmann erklären: „Das Object ist vielleicht das von allen zusammengesetzten Gebilden des Körpers der Wirbelthiere am meisten bekannte und durchforschte.“ Demzufolge besteht denn auch eine sehr reichhaltige Literatur über sie, und es ist wohl kein Punkt aus der Lehre von der Anatomie der Wirbelthiercornea überhaupt, bei dessen Erforschung nicht auch die Froschcornea wesentlich mit verwendet worden wäre. Die Fragestellung betraf dabei durchaus nicht nur den Bau der Cornea als solcher, sondern vielfach allgemein-histologische und biologische Fragen: den Aufbau des Bindegewebes aus Fibrillen, Verhalten der fixen Bindegewebszellen, Vorkommen und Verhalten der Wanderzellen im Bindegewebe und Epithel, Existenz oder Nichtexistenz eines präformirten Saftcanalsystemes, Aufbau und Lebenserscheinungen des Epithels, Verhalten der Nerven und ihre Endigungen im Epithel; neuerdings wies J. Arnold darauf hin (1900), dass ihr vermuthlich auch bei der Granulaforschung eine wichtige Rolle zuerkannt werden müsse.

Auch bei der Ausbildung gewisser specieller Methoden hat die Froschcornea wesentliche Dienste geleistet, so für die Verwendung des *Argentum nitricum* (v. Recklinghausen, His) und des Chlorgoldes (Cohnheim, Hoyer); S. Mayer verwendet sie zur raschen Demonstration von Karyomitosen; J. Arnold zeigte, dass es sehr leicht gelingt, die Granula im Epithel der *Substantia propria* und im Endothel der lebenden Froschcornea zu färben durch Einbringen von Farbkörnchen in den Conjunctivalsack. Zu Totaluntersuchungen ist sie durch ihre Dünne ganz besonders geeignet; den Tropfen *Humor aqueus*, der sich, wenn man sie frisch excidirt, gewinnen lässt, verwendete schon 1864 Kühne als Untersuchungsmedium.

Von den Forschern, deren Arbeiten die fibrilläre Structur, die Lamellenbildung, die Hornhautzellen und ihr Verhalten zur Intercellularsubstanz, sowie endlich die Frage eines besonderen präformirten Canalsystemes betreffen, mögen nur genannt sein: His (1856), Rollet (1859, 1871, 1872), v. Recklinghausen (1862, 1863), Engelmann (1867), Kölliker (1867), Swaen (1876), Eloui (1881); die Nerven der Hornhaut des Frosches wurden vornehmlich untersucht von Kölliker (1848, 1866, 1867), Saemisch (1862), Kühne (1864), Hoyer (1866, 1873), Cohnheim (1867), Engelmann (1867), Lipmann (1869), Lavdowsky (1872), Durante (1873), Königstein (1875), Arnstein (1887, mit der Methylenblaumethode) u. A. Namentlich die Arbeiten von Hoyer und Cohnheim sind für die Kenntniss der Hornhautnerven beim Frosch grundlegend. Für das vordere Hornhautepithel mögen die Untersuchungen von Rollet (1872), Langerhans (1873), S. Mayer (1892), Arnold (1900) genannt sein, für das Endothel der Descemet'schen Haut die von Klebs (1864), v. Ewetsky (1875), Swaen (1876). Auf die sehr grosse Literatur, die über Wanderzellen der Froschhornhaut und über Eiterbildung besteht, kann hier nicht ausführlich eingegangen werden, ohne zu sehr in pathologisches Gebiet zu gelangen. So mag nur noch erwähnt sein, dass auch in Lehr- und Handbüchern die Cornea des Frosches vielfach behandelt wurde und diesbezügliche Abbildungen gegeben sind, so bei Rollet (in Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben), Waldeyer (Handbuch der Augenheilkunde von Graefe und Saemisch), Ranvier (Technisches Lehrbuch der Histologie), Kölliker (Gewebelehre; neue Auflage von v. Ebner).

B. Die Gefässhaut, *Tunica vasculosa.*

B. Die Gefässhaut, Tunica vasculosa.

An der Gefässhaut, die sich von der Opticuseintrittsstelle bis zum Rande der Pupille erstreckt, sind drei Abschnitte zu unterscheiden: a) die Chorioidea, b) das Corpus ciliare, c) die Iris.

a) Die Chorioidea.

a) Die Chorioidea.

Der hinterste Abschnitt der Gefässhaut, die Chorioidea, erstreckt sich von der Sehnerveneintrittsstelle distalwärts bis an die *Ora optica* der Netzhaut, etwas proximal von der Grenze beider Bulbussegmente (siehe Fig. 191). Von der Aussenfläche betrachtet ist die Chorioidea eine tief schwarze, hin und wieder mit einigen metallisch glänzenden (grünlichen oder silbernen) Flecken besetzte Membran. Sie liegt der Sclera, wenn auch ziemlich lose, so doch glatt an und schimmert daher durch dieselbe hindurch. An der Sehnerveneintrittsstelle ist die

Verbindung zwischen der Sclera und der Gefässhaut eine feste. Durch Gefässe (*Aa. ciliares*, *V. hyaloidea*, Wurzeln der *V. bulbi superior*) und Nerven (*Nn. ciliares*) wird die Verbindung ebenfalls stellenweise zu einer festeren.

In ihrem Bau lässt die Chorioidea drei Hauptschichten unterscheiden, die *Lamina vasculosa*, *Lamina choriocapillaris* und *Lamina basalis*. Die *Lamina vasculosa* ist die bei Weitem dickste Schicht, die *Lamina choriocapillaris* ist erheblich dünner, die *Lamina basalis* nur eine sehr feine Membran.

Lamina vasculosa.

Die *Lamina vasculosa* besteht aus zwei dicken, tief schwarz pigmentirten Platten, die durch einen weiten Zwischenraum von einander getrennt und nur in wechselnden Abständen durch ebenfalls schwarz pigmentirte Balken verbunden werden. Stellenweise findet sich eine Spaltung der äusseren Lamelle (seltener der inneren) in zwei oder drei Lagen (H. Virchow). Die grossen Räume, die zwischen den Platten bleiben, erscheinen auf Schnitten manchmal leer, häufiger aber finde ich sie mit rothen Blutkörperchen mehr oder minder vollständig erfüllt. Ich halte es danach für kaum zweifelhaft, dass es sich um Bluträume handelt, und thatsächlich hat Altmann (1879) durch Oelinjection von der Aorta aus die Räume gefüllt und durch nachträgliche Corrosion als ein (einschichtiges) Gefässnetz mit engen Maschen, aber weiten Lumina der einzelnen Gefässe dargestellt. (Die pigmentirten Balken, die sich auf Schnitten finden, entsprechen den Maschenräumen des Netzes.) Die Räume hören an dem Bindegewebsring, der die Nervenfasern des Opticus an ihrem Eintritt in den Bulbus umgiebt, auf. Hier sind die pigmentirten Balken zahlreicher und gehen, ebenso wie die beiden Hauptplatten, in die an dieser Stelle ebenfalls stark pigmentirte innere Sehnervenscheide über. Auch in der Gegend der *Ora optica* hören die Räume auf, und die beiden Pigmentlamellen vereinigen sich zu einer einzigen. In kurzer Entfernung von der Opticuseintrittsstelle, und zwar dorsal von derselben, treten die beiden *Aa. ciliares* durch die *Lamina vasculosa* hindurch, aber, wie H. Virchow festgestellt hat, ohne Zusammenhang mit den Räumen derselben. Sie werden also zuerst innerhalb der äusseren Lamelle, dann zwischen beiden Lamellen, dann innerhalb der inneren angetroffen und lösen sich, ebenso wie ihre Zweige, erst in der *Lamina choriocapillaris* in Capillaren auf.

H. Virchow lässt die Frage, ob die Räume zwischen den beiden Pigmentlamellen der Chorioidea überhaupt Bluträume seien, unentschieden, auf Grund der Thatsache, dass sie oft leer getroffen werden, und auf Grund der wechselnden Injectionsergebnisse. Thatsächlich ist auch der Zusammenhang der fraglichen Räume mit den Gefässen der Chorioidea noch unbekannt. Altmann hält sie für

Fig. 187.

Schichten des Augapfels, nahe dem Opticuseintritt. Zwischen Sclera und Chorioidea liegt links eine A. ciliaris, rechts ein N. ciliaris. Vergr. 200 Mal.

venös und vergleicht sie den *Vasa vorticosa* der Säuger, doch stimmt dies nicht mit der Feststellung von H. Virchow, dass die Venen der Chorioidea in der *Lamina choriocapillaris* verlaufen (s. Gefässverhältnisse der Chorioidea). Auch gelang es Altmann leicht, die äussere Gefässlage von der inneren, die *Lamina choriocapillaris* bildenden, zu trennen; es kann somit auch ein ausgedehnterer Zusammenhang mit der inneren Capillarschicht nicht bestehen. End-

lich besteht auch, wie bemerkt, kein directer Zusammenhang der Arterien mit den Räumen zwischen beiden Pigmentlagen. Auch durch Injectionen erhielt H. Virchow keine sicheren Resultate über die Bedeutung des fraglichen Raumsystems, doch gelang es auch Virchow in einem Falle von Veneninjection eine äussere Gefässlage zu füllen, aber nur aussen von dem Gebiet der *Lamina choriocapillaris*, das als Gebiet der Venenwurzeln später geschildert werden soll. In welchem Verhalten diese äussere Gefässlage aber zur *V. ophthalmica* und zur *V. hyaloidea* steht, war nicht zu ermitteln.

Somit bleibt die Bedeutung des äusseren Maschenraumsystemes noch unklar. Dass es sich überhaupt um Bluträume handelt, möchte ich allerdings auf Grund der vielen Fälle annehmen, in denen ich sie mit Blutkörperchen erfüllt fand und daher habe ich auch die Bezeichnung *Lamina vasculosa*, den die äussere Chorioideaschicht bei den Säugern führt, angewendet; unbekannt bleibt aber, in welchem Zusammenhange diese Räume mit den Arterien, den Venen, und den Capillaren der *Lamina choriocapillaris* stehen. Eine genauere Untersuchung der beiden dicken Pigmentplatten, sowie der Balken, die sie verbinden, steht noch aus.

Die Verbindung der *Lamina vasculosa* mit der Sclera zwischen der *Papilla nervi optici* und der *Ora optica* ist eine lockere, so dass sich die Chorioidea leicht von der Sclera loslösen lässt. Dabei bleiben manchmal braune Massen an der Sclera haften. Schnitte zeigen ebenfalls meist die Chorioidea von der Sclera durch einen Zwischenraum getrennt und der Sclera dann häufig noch hellbraune körnige Pigmentmassen anliegen. Welche Verhältnisse hier thatsächlich vorliegen, ist noch speciell festzustellen. Wie schon erwähnt, lassen Ewetsky und C. K. Hoffmann die Sclera innen von einem Endothel überzogen sein, was dafür sprechen würde, dass hier auch beim Frosch ein Perichorioidealraum besteht. Die braunen, weicheren Massen zwischen dem äusseren Pigmentblatt der Chorioidea und der Sclera würden dann der Suprachorioidea und *Lamina fusca* höherer Wirbelthiere entsprechen. In ihnen ist vielleicht auch der Grund für den stellenweise vorhandenen Metallglanz der Chorioideaoberfläche zu sehen, dessen Zustandekommen ebenfalls noch untersuchungsbedürftig ist. Streckenweise laufen auch Gefässe (die *Aa. ciliares*), sowie Nerven zwischen der Chorioidea und der Sclera (Fig. 187). Das Genauere bleibt, wie gesagt, noch festzustellen.

Lamina choriocapillaris.

Die *Lamina choriocapillaris* bildet eine pigmentfreie zusammenhängende Schicht von in der Hauptsache capillaren Gefässen, die eben so dick oder doppelt so dick ist als die innere Pigmentplatte der *Lamina vasculosa* (H. Virchow). In das Capillarsystem lösen sich die Aeste der *Aa. ciliares* auf (in der Nähe der Opticuseintrittsstelle) und andererseits sammeln sich aus ihm (in der oberen und unteren

Hälfte der Chorioidea) die Venenwurzeln (der *V. bulbi superior* und der *V. ophthalmica*), die somit auch noch innerhalb der *Lamina choriocapillaris* liegen. Der Charakter des Gefässnetzes ist nicht überall der gleiche, zeigt vielmehr drei Modificationen: als typische Choriocapillaris nur in der unmittelbaren Nähe der Arterien, deren Fortsetzung es darstellt, als Uebergangsgebiet zwischen der typischen Choriocapillaris und den Venenwurzeln, und als Gebiet der Venenwurzeln. Das Netz ist in seiner ganzen Ausdehnung einschichtig, an dem Bindegewebsring, der den Opticuseintritt umgiebt, hört es auf, ebenso am *Corpus ciliare.* Seine specielle Anordnung wird im Zusammenhang mit den Gefässen der Chorioidea beschrieben werden.

Lamina basalis.

Die *Lamina basalis* ist eine glänzende, homogen aussehende dünne Haut zwischen der *Lamina choriocapillaris* und dem Pigmentepithel der Retina.

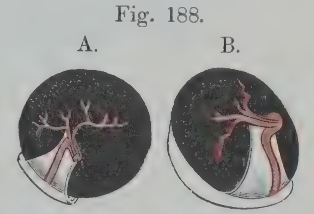
Nerven der Chorioidea.

Ueber Nerven der Chorioidea ist beim Frosch nichts bekannt; der Verbleib und die Endigung der Aeste der *Nn. ciliares*, die zwischen Chorioidea und Sclera distalwärts verlaufen (S. 778), sind noch festzustellen.

Gefässverhältnisse der Chorioidea.

Ueber die Gefässvertheilung in der Chorioidea verdanken wir H. Virchow (1881) sehr genaue Untersuchungen, deren Ergebnisse die folgenden sind. Die Arterien der Chorioidea sind zwei *Aa. ciliares*, die von der *A. ophthalmica* abgehen, ehe diese den Bulbus erreicht. Die beiden Arterien liegen zuerst dicht neben einander, steigen an der temporalen Seite des *N. opticus* auf, durchbohren dorsal vom Sehnerven die Sclera (und zwar, wie ich finde, selbständig oder durch das *Foramen opticum sclerae*) und divergiren bei ihrem Eintritt in die Chorioidea: die eine geht in temporaler, die andere in nasaler Richtung. Jede der beiden Arterien giebt eine Anzahl Zweige ab, im Beginn unter rechten, gegen das Ende unter spitzen Winkeln. Die ersten Zweige sind am längsten; je näher dem Ende, um so kürzer werden sie. Ihre Zahl ist beschränkt; wenn man das letzte Viertel der Arterien nicht berücksichtigt, so findet man nur vier oder fünf Zweige. Diese treten alle nach der dorsalen Seite aus, und erst an dem letzten Abschnitte der Arterien beobachtet man auch ventrale Zweige. Dadurch werden die beiden Arterien, die ohnehin schon an der dorsalen Seite des Sehnerveneintrittes auf die Chorioidea gelangen, noch mehr der dorsalen Hälfte zugewiesen. (Doch fand Virchow in einem Falle, dass die eine der beiden Arterien in ein dorsales und ein ventrales Gefäss aus einander ging.) Die erwähnten Arterienzweige theilen sich dichotomisch, und die Aeste gehen in

Fig. 188.



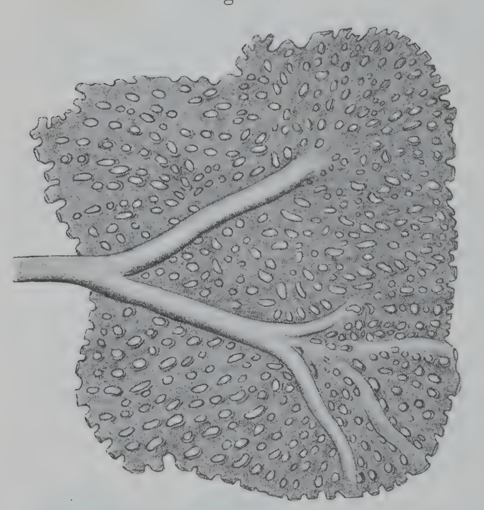
Die beiden Arterien der Chorioidea des linken Auges im Zusammenhange mit der A. ophthalmica. Die Sclera ist grösstentheils entfernt. Schellackinjection. Vergr. 2 Mal; grosses Thier. Nach H. Virchow. A. vom proximalen Pole gesehen. B. von der temporalen Seite gesehen.

das Netz der typischen Choriocapillaris über; die längeren, nachdem sie vorher 20 bis 30 Maschen der Choriocapillaris übersprungen haben.

Die Lage der beiden Arterien und ihrer Aeste zu den Schichten der Chorioidea gestaltet sich folgendermaassen. Das Anfangsstück beider Arterien und der Beginn der grösseren Aeste liegt sehr oberflächlich, so dass sie, wenn injicirt, nach Entfernung der Sclera auf der schwarzen Chorioidea unverdeckt sichtbar werden. Im weiteren Verlaufe gewinnen aber die Gefässe eine tiefere Lage; sie treten durch die beiden Pigmentlamellen hindurch in die *Lamina choriocapillaris*, in deren Maschennetz sie übergehen.

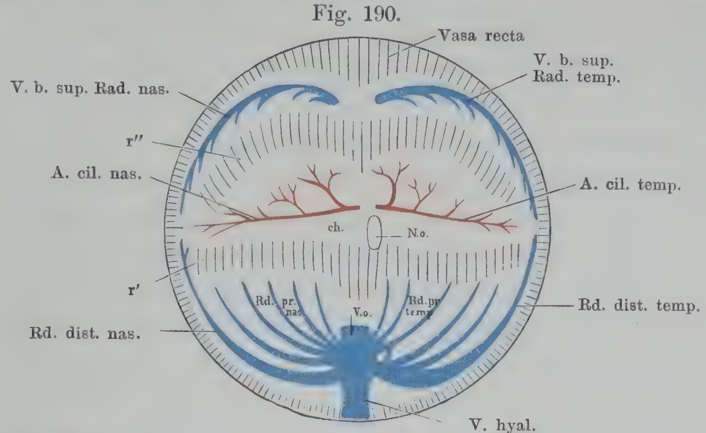
Der Theil des Capillarnetzes der *Lamina choriocapillaris*, der sich unmittelbar an die Arterien anschliesst, ist die typische Choriocapillaris; er wurde schon von Altmann (1879) durch Injection von Olivenöl (von der Aorta aus), Fixation in Ueberosmiumsäure und Corrosion in Aqua Javelli dargestellt. Das Capillarnetz (Fig. 189) ist ein äusserst feines und zierliches, eine bestimmte Richtung in den Gefässen ist nicht vorhanden, die Maschen sind ausserordentlich dicht, klein, gleich gross und rundlich; der Raum, den die Gefässe einnehmen, übertrifft um das drei- bis vierfache den, der für die Maschen bleibt (H. Virchow). Ein Gefässnetz von diesem Charakter findet sich nur im Bereich der Arterien, also nur an der nasalen und an der temporalen Seite der Chorioidea und im proximalen Abschnitte der dorsalen; es fehlt dagegen an der ventralen Seite und im distalen Abschnitt der dorsalen (d. h. im Bereiche der Venen). In kurzer Entfernung von den Arterien nimmt das Gefässnetz eine andere Gestalt an: das Netz wird weiter; die Maschen verlängern sich; die Capillaren, die bisher gleich vertheilt waren, zeigen nun ein anderes Verhalten: gestreckte weite Hauptzüge treten hervor, und die Quercanäle bleiben auf dem Range untergeordneter Communicationen stehen. Die Häufigkeit der Quercanäle lässt aber auch hier die Maschen noch rund erscheinen. Diese Veränderung in der Anordnung des Gefässnetzes tritt gegen das Ende der beiden Arterien am *Corpus ciliare* ein, sowie dorsal und ventral in kurzer Entfernung von ihnen; sie charakterisirt das Uebergangsgebiet, aus dem sich die Venenwurzeln entwickeln. Dies erfolgt in der oberen Hälfte der Chorioidea nach einem anderen Modus als in der unteren. Alle Venenwurzeln liegen aber in gleicher Schicht mit der Choriocapillaris. Aus der oberen Hälfte der Chorioidea sammelt sich das Blut in zwei Venen, die die Wurzeln der *V. bulbi superior* darstellen, während das Blut der unteren Hälfte zu den Wurzeln des ventralen Venensternes zusammenfliesst, der mit der *V. hyaloidea* zusammen die *V. ophthalmica* formirt. Der Uebergang der capillaren Gefässe in die Venenwurzeln vollzieht sich folgendermaassen.


Fig. 189.


Ein Stück der Choriocapillaris mit dem Eintritte eines Arterienzweiges. Schellackinjection. Corrosion. Nach H. Virchow.

Das obere Venengebiet ist das kleinere. Die beiden Wurzeln der *V. bulbi superior* liegen als nasale und temporale längs des *Corpus ciliare*; ihre Vereinigung erfolgt erst, nachdem beide am dorsalen Umfang des Bulbus aus der Sclera

Fig. 190.



Schema der Gefässverbreitung in der Chorioidea, vom proximalen Pole aus gesehen. Nach H. Virchow. *ch* Gebiet mit dem Charakter der Choriocapillaris. *r'* Uebergangsgebiet zwischen Choriocapillaris und ventralem Stern. *r''* Uebergangsgebiet zwischen Choriocapillaris und Wurzeln der oberen Vene.

hervorgetreten sind. Auf diese beiden Wurzeln treffen die vorhin erwähnten gestreckten Gefässe, die aus dem Uebergangsgebiet hervorgehen, unter rechten Winkeln und unter einander parallel auf und münden kurz umbiegend in sie ein. Die beiden Wurzeln der *V. bulbi superior* nehmen auch die aus der oberen Hälfte der Iris kommenden *Vasa recta* auf (Fig. 190).

Das ausgedehntere untere Venengebiet ist repräsentirt durch den sogen. ventralen Venenstern. Derselbe nimmt den grössten Theil der unteren Hälfte der Chorioidea (im Gebiet der *Lamina choriocapillaris*) ein, und besteht aus zwei symmetrischen Hälften, einer nasalen und einer temporalen, die vollkommen von einander getrennt sind (Fig. 190). Die Wurzeln, die den Stern bilden, ziehen jederseits in der unteren Hälfte der Chorioidea ventralwärts und convergiren zugleich gegen den Aequator hin. Am ventralen Umfang des Bulbus, in der Gegend des Aequators, münden sie in das Anfangsstück der *V. ophthalmica* ein, das von vorne her noch die *V. hyaloidea* aufnimmt und etwas proximal von dem untersten Punkte des Aequators aus der Sclera heraustritt.

An jeder Hälfte des ventralen Venensternes sind eine distale Hauptwurzel und mehrere kürzere proximale Wurzeln zu unterscheiden. Die beiderseitigen distalen Wurzeln liegen längs des *Corpus ciliare* und nehmen je den vierten Theil des Umfanges der Chorioidea in diesem Gebiete ein; sie verhalten sich also in der unteren Hälfte der Chorioidea wie die beiden Wurzeln der *V. bulbi superior* in der oberen. Die proximalen Wurzeln jeder Seite sind kürzer, sie entstehen in der ventralen Hälfte des proximalen Gebietes der Chorioidea und steigen hier, ventralwärts und gegen den Aequator hin convergirend, herab. Die Wurzeln jeder Seite des ventralen Sternes entwickeln sich aus den gestreckten Gefässen des Uebergangsgebietes, die unter spitzen Winkeln zusammentreten; erst von dem Punkte an, wo einzelne stärkere Gefässe sich aus der Umgebung der gleichstarken hervorheben, kann man von Venenwurzeln reden. Die Wurzeln einer jeden Sternhälfte stehen auch durch zahlreiche Anastomosen unter einander in Verbindung; dagegen besteht keine Verbindung beider Hälften unter einander: vom *Corpus*

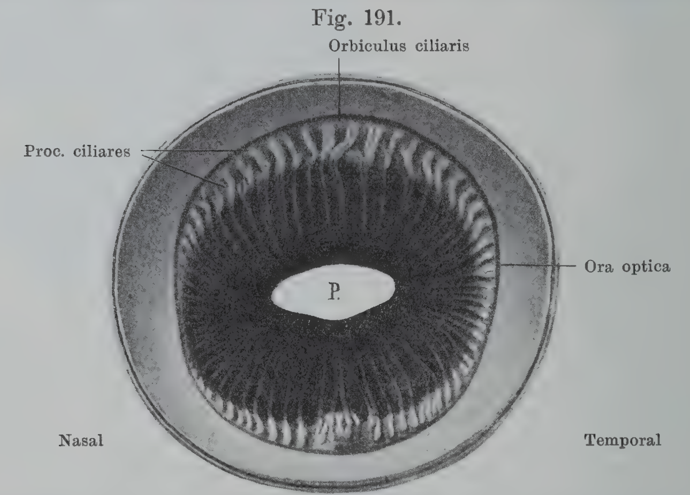
ciliare bis zum Aequator liegt zwischen beiden Hälften die *V. hyaloidea*, und vom Sehnerveneintritt bis zum Aequator wird das mediane Gebiet der *Lamina choriocapillaris* durch ein Capillarnetz vom Charakter des Uebergangsgebietes eingenommen (Fig. 190). Wie in die beiden Wurzeln der *V. bulbi superior*, so münden auch in die distalen Wurzeln des ventralen Sternes *Vasa recta* ein, die aus der unteren Hälfte der Iris hervorkommen. Auch sie stehen durch zahlreiche Anastomosen unter einander in Verbindung.

b) Der Strahlenkörper, Corpus ciliare.

b) Der Strahlenkörper, *Corpus ciliare.*

An die Chorioidea schliesst sich das *Corpus ciliare*, das, vom Bulbusinneren aus betrachtet, im Ganzen ringförmige Gestalt besitzt. Seine proximale Begrenzungslinie, die durch die *Ora optica retinae* gebildet wird, verläuft circulär und im Wesentlichen parallel zum Aequator, weicht jedoch dadurch von der genauen Kreisform ab, dass sie in ihrem temporalen und nasalen Abschnitt mehr geradlinig von oben nach unten verläuft. Auch kann die Begrenzungslinie in ihrer unteren Hälfte etwas stärker nach unten ausladen, als der Kreisform entspricht. Dadurch wird die Breite der Oberfläche des *Corpus ciliare* (d. h. der Abstand zwischen der *Ora optica* und dem ciliaren Irisrand)

Fig. 191.



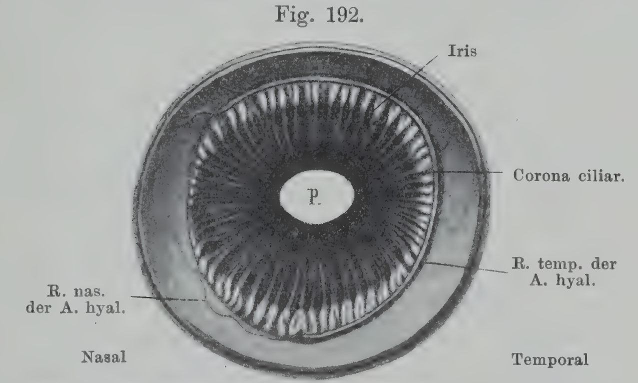
Vorderes Bulbussegment einer sehr grossen Rana esculenta, 6 Mal vergrössert. Rechtes Auge; die Linse ist entfernt, ebenso die Membrana hyaloidea mit den Glaskörpergefässen. Man sieht das Corpus ciliare und die Hinterfläche der Iris.
P. Pupille.

sehr ungleich: oben und unten in der Mitte ist die Breite am bedeutendsten, temporal ist sie erheblich geringer und nasal wird sie ganz klein, und das *Corpus ciliare* bildet hier nur eine ganz schmale Zone, die zwischen die *Ora optica* und den ciliaren Irisrand eingeschoben ist (Figg. 191, 192).

Das *Corpus ciliare* lässt noch zwei Zonen unterscheiden, die mit den Namen der menschlichen Anatomie als *Orbiculus ciliaris* und *Corona ciliaris* bezeichnet werden können.

Der *Orbiculus ciliaris* ist die proximale, dicht vor der *Ora optica* gelegene Zone und durch ihre glatte innere (dem Bulbusraum zugekehrte) Oberfläche ausgezeichnet. Da an der *Ora optica* die Netzhaut sich plötzlich sehr stark verdünnt, andererseits distal die *Corona ciliaris* wieder stark vorspringt, so erscheint der zwischen beiden gelegene *Orbiculus ciliaris* als eine schmale circulär verlaufende Rinne mit glattem Grunde (Fig. 191). Allerdings wird sie als solche erst ganz erkennbar, wenn die *Membrana hyaloidea* und damit die Glaskörper-Ringgefässe, die, in diese Membran eingeschlossen, dem Grunde des *Orbiculus ciliaris* aufliegen, entfernt werden (Fig. 192). Der *Orbiculus ciliaris* ist nicht überall gleich breit. Am breitesten ist er am

Fig. 192.



Vorderes Bulbussegment einer mittelgrossen (8 cm langen) R. esculenta. 6 Mal vergr. Rechtes Auge. Die beiden Aeste der A. hyaloidea sind an Ort und Stelle gelassen. Linse entfernt. P. Pupille.

oberen Umfang des Auges, von da verschmälert er sich gegen die temporale und die nasale Seite hin, behält aber temporal und ventral immer noch eine bedeutendere Breite als nasal, wo er, besonders unterhalb der Höhen-Mitte, sehr schmal wird. Im Gebiet des *Orbiculus ciliaris* besitzt die Gefässhaut noch etwa die gleiche Dicke wie im Gebiet der Chorioidea.

Die *Corona ciliaris* ist eine Partie der Gefässhaut, die im Ganzen verdickt und mit einer grossen Anzahl im Allgemeinen radiär gestellter Falten, *Processus ciliares*, besetzt ist. Diese Falten setzen sich, niedriger werdend, auf die Hinterfläche der Iris fort (Figg. 191, 192). Die Grenze zwischen der *Corona ciliaris* und der Iris (und damit auch der Falten- und Thälerabschnitte, die den beiden Gebieten

zuzuzählen sind) wird nur durch das Verhalten der Retina, sowie durch den Ursprung der *Zonula ciliaris* bestimmt: die proximalen Anfangstheile der Erhebungen und der trennenden Thäler werden noch von einem niedrigen unpigmentirten Epithel bedeckt, und von ihnen entspringen die Fasern der Zonula, diese Partie, die gewöhnlich noch den weisslichen Epithelbelag erkennen lässt, bildet die *Corona ciliaris*; — dagegen ist weiter distalwärts die Oberfläche der Falten und Thäler kohlschwarz, weil hier der retinale Ueberzug zwar nicht aufhört, aber besonders modificirt und vor Allem tief schwarz pigmentirt ist, — Iris.

Die *Corona ciliaris* und ihre Processus sind nicht überall gleichmässig ausgebildet. Am besten entwickelt und am längsten (in radiärer Richtung) sind die Falten in der Mitte des oberen Umfanges; von hier aus nehmen sie nach beiden Seiten hin an Länge ab. Temporalwärts ist die Abnahme nicht so beträchtlich, und auch am temporalen Umfang selbst bleiben die Falten noch gut erkennbar. Von der Mitte der Höhe an nach unten nehmen sie dann wieder an Länge zu und erreichen in der Mitte des unteren Umfanges etwa die gleiche Länge wie am oberen Umfang. Anders am nasalen Umfang. Hier ist die Abnahme der Faltenlänge von oben her sehr viel beträchtlicher, und am nasalen Umfang selbst hören die ciliaren Falten (aber nicht die hinteren Irisfalten!) überhaupt auf. Dem entsprechend erfolgt auch von der Mitte des unteren Umfanges aus nasalwärts die Abnahme der Faltenlänge sehr rasch. Am nasalen Umfang (besonders unterhalb der Mitte) ist die *Corona ciliaris* nur durch einen sehr schmalen Wulst repräsentirt.

Die Verlaufsrichtung der *Processus ciliares* ist nicht genau radiär. Vielmehr zeigen sie Krümmungen, die eine gewisse Gesetzmässigkeit erkennen lassen. Sie sind in den vier Quadranten der gesammten *Corona ciliaris* verschieden. Die Faltenrichtung geht nämlich zuerst etwas seitlich: in den beiden nasalen Quadranten nasalwärts, in den beiden temporalen Quadranten temporalwärts. Dabei zeigen sie meist auch eine nach der gleichen Seite hin gehende Concavität (darauf beruht es wohl, dass Leuckart die Falten halbmondförmig nennt). Erst auf der Iris schlagen die Falten eine ausgesprochen radiäre Richtung ein.

Die Vertheilung der Falten ist nicht überall regelmässig. Im Allgemeinen zwar erscheinen die Thäler zwischen den Erhebungen von etwa gleicher Breite (Figg. 191, 192); bei näherem Zusehen findet

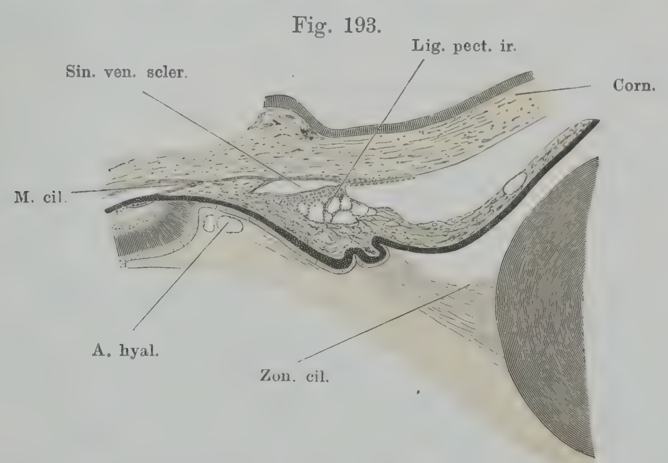
man aber oft statt einer einfachen Erhebung zwei solche dicht neben einander. Diese können dann beide sich auf die Iris fortsetzen, so dass dann auch auf dieser zwei Falten dicht neben einander verlaufen. Doch kann sich auch an eine ciliare Doppelfalte eine einfache Irisfalte anschliessen, oder umgekehrt: aus einer einfachen ciliaren Falte kann eine Iris-Doppelfalte hervorgehen.

Die Zahl der Falten wird dadurch schwer bestimmbar. Leuckart rechnet 70 bis 80 *Processus ciliares*, was mir etwas hoch erscheint. Ich fand bei *Rana esculenta* in der oberen Hälfte der *Corona ciliaris* etwa 30 bis 35, im unteren temporalen Quadranten circa 25, in dem unteren nasalen Quadranten nur circa 11. Das ergiebt eine Gesammtsumme von circa 66 bis 71 *Processus ciliares.*

In der Mitte des unteren Umfanges macht sich eine dickere Erhebung bemerkbar, die auch selbst mit einigen Falten besetzt sein kann: es ist das die Stelle, wo das Ende der *A. ophthalmica* als *A. hyaloidea* aus dem *Corpus ciliare* heraus auf den Glaskörper tritt, und die *V. hyaloidea* den umgekehrten Weg nimmt. H. Virchow fand in seinen Präparaten, dass jedes der beiden Gefässe in eine besondere starke Falte (so zu sagen einen breiten *Processus ciliaris*) eingeschlossen verlief.

Auf dem axialen Augen-Querschnitt erscheint das *Corpus ciliare* (abgesehen von den Falten) als ein dreieckiger Wulst. Die eine

Fig. 193.



Schnitt durch Corpus ciliare und Iris von Rana esculenta. Nach Angelucci.

(äussere) Seite des Dreiecks wird gebildet durch die Sclera, dorsalwärts bis zur Corneo-Scleralgrenze; die zweite (hintere) durch die freie Oberfläche des *Corpus ciliare*, die in den Bulbusraum blickt; die dritte („innere") endlich zieht von der Corneo-Scleralgrenze zur Iriswurzel und blickt somit gegen die vordere Kammer, deren seitlichen Abschluss

bildend. Bei dieser Abgrenzung ist allerdings zu dem *Corpus ciliare* auch das „Gewebe des Hornhautiriswinkels“ oder das sogenannte *Ligamentum pectinatum iridis* hinzugerechnet, das sich nach vorn und innen an das eigentliche *Corpus ciliare* anschliesst.

Im ventral-temporalen Abschnitt des *Corpus ciliare* zieht die *A. ophthalmica* im Bogen ventralwärts. Ihr Ende bildet die *A. hyaloidea*, die vom tiefsten Punkte des *Corpus ciliare* auf den Glaskörper tritt. Neben ihr nimmt die *V. hyaloidea* den umgekehrten Weg.

Die beiden Pigmentlamellen der Chorioidea vereinen sich proximal von dem *Corpus ciliare*, und die einheitliche Pigmentplatte geht in ein System pigmentirter Balken über, die ein lockeres Maschenwerk als die Grundlage des eigentlichen *Corpus ciliare* bilden. Zwischen ihnen finden sich Gefässe, die hier ein sehr dichtes Geflecht bilden. Dies Gefässnetz geht hervor aus radiären Gefässen, die aus der Iris in das *Corpus ciliare* eintreten; die Abflussgefässe des Netzes sind die *Vasa recta*, die in die Venen der Chorioidea einmünden (H. Virchow).

Aussen von diesem pigmentirten Balkenwerk liegt als besonders wichtige Bildung der *M. ciliaris*.

In der Fig. 193, nach Angelucci, fehlt die Pigmentierung des *Corpus ciliare* und der Iris; wahrscheinlich wurde das Pigment künstlich ausgebleicht. Eine genauere Darstellung des *Corpus ciliare* beim Frosch fehlt bisher und wäre sehr erwünscht.

M. ciliaris (Fig. 193).

Der Ciliarmuskel des Frosches (Angelucci, H. Virchow, Th. Beer, Herzog) hat nach H. Virchow eine Länge von 0,25 mm und eine etwa um das zehnfache kleinere Dicke in einem Auge, dessen Axe 9,5 mm, und dessen Linse 6,15 mm im langen Durchmesser und 5 mm in der Axe misst. Er besteht aus dicht an einander liegenden glatten Muskelfasern mit langen Kernen und ist vorn an die Sclera, hinten an die Chorioidea so befestigt, dass er die Richtung eines *Tensor chorioidea* hat. Eine dünne Pigmentlage, die sich von der Chorioidea aus nach vorn fortsetzt, trennt ihn von der Sclera.

Th. Beer, der das Vorhandensein des *M. ciliaris* ausser bei *Rana esculenta* auch bei *R. mugiens* und einigen anderen Raniden bestätigt (1898), hebt die Spärlichkeit und Dürftigkeit der Fasern des Muskels hervor, die von vornherein darauf schliessen liessen, dass von ihrer Function für die Accommodation nicht viel zu erwarten sei. Dementsprechend zeigte auch das Experiment, dass bei elektrischer Reizung der Froschaugen keine accommodative Veränderungen an der Linse oder überhaupt im Auge eintreten. Nur bei einzelnen Exemplaren von *Rana fusca* beobachtete Beer eine eben wahrnehmbare Spur eines Vortretens der

Linse, „doch ist praktisch von einer Accommodation bei den von mir untersuchten Raniden nicht zu sprechen, mag man nun in der Ciliargegend des Auges dieser Thiere einzelne Muskelfaserchen finden oder nicht“ (Beer). Dagegen ist bei Kröten (wie auch bei Tritonen und Salamandern) der Muskel stärker entwickelt, und hier konnte denn auch eine Accommodation nachgewiesen werden, die dadurch zu Stande kommt, dass durch Contraction des *M. ciliaris* eine Drucksteigerung im Glaskörper eintritt, welcher die Linse als der beweglichste Theil folgt, indem sie gegen die Hornhaut vortritt (Beer). Das Kammerwasser weicht dabei nach der Peripherie aus und findet in der gleichzeitig vertieften Kammerbucht Platz. Die Accommodationsbewegung erfolgt langsam (s. auch Function des Auges).

Innen von dem *M. ciliaris* findet sich ein Raum, der den Muskel vom *Ligamentum pectinatum iridis* trennt. H. Virchow bezeichnet denselben als einen Fontana'schen, möglicher Weise ist es aber derselbe, den auch Angelucci beschrieben und abgebildet hat und als Schlemm'schen Canal (*Sinus venosus sclerae*) auffasst (Fig. 193). Ein ähnlicher Canal ist neuerdings wieder von Lauber geschildert worden, der ihn häufig mit Blut gefüllt fand. Die Frage erfordert erneute Untersuchung.

Die Canalwandung besteht nach Lauber nur aus einer Lage von Endothelzellen; in seiner Umgebung sammelt sich beinahe constant viel Pigment an. Mit den ziemlich zahlreich vorhandenen Conjunctivalgefässen besitzt er, Lauber's Darstellung zufolge, keine Verbindungen, vielmehr zieht er nach hinten und lässt sich in das suprachorioidale Bindegewebe verfolgen.

Die hintere Oberfläche des *Corpus ciliare* ist von einer doppelten Lage von Epithelzellen bekleidet, einer oberflächlichen unpigmentirten und einer tiefen pigmentirten. Letztere ist fest mit dem unterliegenden Bindegewebe verbunden, das in dieser seiner oberflächlichen Lage unpigmentirt ist. Beide Zellschichten gehören der Retina an (s. diese).

Ligamentum pectinatum iridis.

Der Winkel, den die Iris mit der Hornhaut bildet, wird von dem *Lig. pectinatum iridis* eingenommen. Es stellt ein Netzwerk von zarten Balken dar, das einerseits an die Cornea und Sclera, andererseits an das *Corpus ciliare* und die Iris angrenzt. An letzterer ist der Ansatz auf die Iriswurzel beschränkt. Die innere Seite des Ligamentes blickt in die vordere Kammer, das Endothel der Hornhaut überzieht das *Lig. pectinatum* und geht ohne Unterbrechung auf die distale Fläche der Iris über. Die Bindegewebsbalken des Ligaments werden namentlich in dem mehr proximalen Abschnitte desselben von verästelten Melanophoren umgeben, die in die der Iris übergehen (Lauber unterscheidet geradezu zwei Theile des Ligamentes, einen

vorderen unpigmentirten und einen hinteren pigmentirten). Die Balken divergiren von der Iriswurzel und den Ciliarfortsätzen aus proximal- und distalwärts (H. Virchow); die zwischen ihnen vorhandenen Lücken sind die *Spatia anguli iridis* (Fontana'scher Raum).

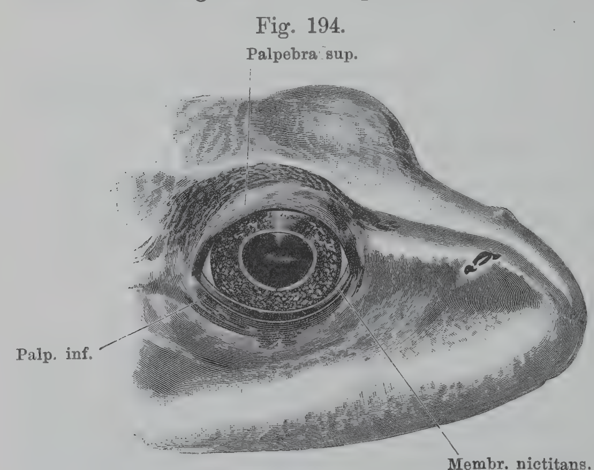
An seinem hinteren Rande wird das Ligament, wie H. Virchow angiebt, durch eine lamellöse oder bandartige Schicht gegen einen Raum begrenzt, der zwischen ihm und dem *M. ciliaris* liegt. Wie schon bemerkt, ist das vielleicht derselbe Raum, den Angelucci und Lauber als *Sinus venosus sclerae* auffassen. Die erwähnte Schicht erfordert, wie diese ganze Partie des Froschauges, erneute Untersuchung.

c) Die Regenbogenhaut, Iris.

c) Die Regenbogenhaut, Iris.

Die Iris stellt eine runde, in der Mitte von der Pupille durchbohrte Scheibe dar, die als Diaphragma vor der Linse gelagert ist und sich der vorderen Convexität derselben anpasst (Fig. 194). Ihr äusserer Rand, *Margo ciliaris*, ist am Ciliarkörper und am Uebergang der Cornea in die Sclera befestigt, die Verbindung mit der Hornhaut wird durch das im Hornhautiriswinkel gelegene *Lig. pectinatum iridis* hergestellt. Der innere Irisrand, *Margo pupillaris*, ist frei und begrenzt die Pupille; er liegt der Vorderfläche der Linse auf. Die Aussenfläche (Vorderfläche, distale Fläche) der Iris blickt in die vordere Kammer, die Innenfläche (Hinterfläche, proximale Fläche) in die hintere Kammer. Am lebenden Thier, durch die Cornea betrachtet, erscheint die Iris tiefschwarz mit mehr oder minder zahlreichen goldenen (oder auch manchmal kupferröthlichen) Flecken gesprenkelt, die auch zu grösseren Partien zusammenfliessen können, so dass dann der Grundton der ganzen Iris ein goldener wird. Stets ist der innerste schmale Saum des Pupillarrandes durch seine gleichmässige, mehr einheitliche hell goldene Farbe abgesetzt; in der Mitte des unteren Randes zeigt dieser goldene Saum

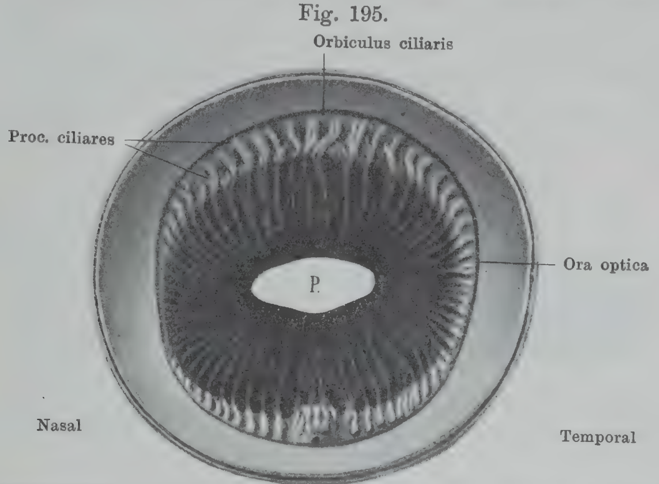
Fig. 194.



Ansicht des rechten Auges bei weiter (doch nicht maximal erweiterter) Lidspalte und weiter Pupille. R. esculenta.

eine Unterbrechung (Fig. 194). Die Hinterfläche der Iris zeigt zahlreiche schmale radiär gestellte Falten, die die directe Fortsetzung der *Processus ciliares* bilden, aber auch in dem nasalen Gebiet vorhanden sind, wo *Processus ciliares* fehlen (Fig. 195). Eine schmale pupillare

Fig. 195.



Vorderes Bulbussegment einer sehr grossen Rana esculenta, 6 Mal vergrössert. Rechtes Auge; die Linse ist entfernt, ebenso die Membrana hyaloidea mit den Glaskörpergefässen. Man sieht das Corpus ciliare und die Hinterfläche der Iris.
P. Pupille.

Zone der Irishinterfläche ist glatt, faltenlos. Ueber die genaueren Beziehungen zwischen den *Processus ciliares* und den Irisfalten s. S. 796. Die Hinterfläche der Iris ist tiefschwarz.

Die Form der Pupille unterliegt ausserordentlich vielen Schwankungen, die von der Verengerung und Erweiterung der Pupille abhängig sind. Bei mittlerer Weite ist die Pupille im Anfange länglich oval gestaltet, die Längsaxe des Ovales horizontal von vorn nach hinten (nasal-temporalwärts) gerichtet. Doch besitzen der obere und der untere Rand keine gleichmässige Krümmung, vielmehr verläuft der obere Rand wesentlich flacher als der untere; der letztere biegt beträchtlicher ventralwärts aus und lässt meist eine Theilung in eine vordere (nasale) und eine hintere (temporale) Hälfte erkennen, die am tiefsten Punkt der Pupille (da, wo der gelbe Pupillarrand die Unterbrechung zeigt), in einem Winkel zusammenstossen. Die temporale Hälfte des unteren Pupillenrandes ist oft etwas kürzer, beschreibt aber einen etwas grösseren Bogen als die vordere, die mehr geradlinig nach vorn aufwärts zieht. Auf diese Weise ist die vordere Hälfte der Pupille etwas enger als die hintere.

Verengert sich die Pupille stark, so wird sie zu einer niedrigen Spalte. Dabei bleibt gewöhnlich der obere Rand gerade, während der untere deutlicher die Knickung in der Mitte zeigt. Doch sah ich bei sehr stark verengter Pupille (postmortal) auch den oberen Rand in der Mitte seiner Länge getheilt, so dass die ganze Pupille die Form einer länglichen niedrigen Raute besass.

Bei 8 cm langen *Ranae esculentae* schwankt die Pupillenhöhe etwa zwischen 1 und 4 mm, die Pupillenbreite zwischen 2,2 und 5 mm; ein Verhältniss von 2,5 : 3,5 mm

entspricht einer mittleren Pupillenweite, das Verhältniss 1 : 2,5 einer sehr stark verengten, das Verhältniss 4 : 5 einer sehr stark erweiterten Pupille. (Eine grosse Anzahl von Messungen findet sich in den Arbeiten von Gysi und Schipiloff.)

Bau der Iris.

Die Iris ist in ihrer äusseren (distalen) Partie eine Fortsetzung der Chorioidea, in ihrer inneren (proximalen) eine solche der Retina. Die Aussenfläche wird von einem Endothel bedeckt, das die vordere Kammer begrenzt und als Fortsetzung des Endothels an der Hinter-

Fig. 196.



Meridionalschnitt durch die Iris von Rana esculenta. Nach E. Steinach.
Im Stroma zwischen den Melanophoren und der hinteren Pigmentschicht liegen die Querschnitte der pigmentirten Muskelzellen des Sphincter pupillae. Wo der Kern getroffen ist, zeigen die Querschnitte der Sphincterfasern pigmentfreie Stellen.

fläche der Cornea anzusehen ist. Es sind demnach an der Iris zu unterscheiden: 1. das Endothel, 2. das Stroma der Iris, das wieder noch aus zwei Lagen besteht, und 3. die *Pars iridica retinae*, ebenfalls aus zwei Lagen gebildet.

1. Das Endothel ist zart; es hängt mit dem an der Hinterfläche der Cornea zusammen.

Nach Grünhagen (1893) sind seine einzelnen Elemente spindelförmig, mit ihrer Längsaxe parallel zur Pupille gestellt, die sie circulär umgeben. Auf diesem Verhalten basirt die Vermuthung von Grünhagen, dass die fraglichen Elemente die Ursache der directen Lichterregbarkeit der Iris seien (1888; die hier gebrauchte Bezeichnung „Chromatophoren“ für die Endothelzellen ist wohl ein Irrthum).

2. Das Stroma der Iris besteht aus Bindegewebe, dem Pigmentzellen, glatte Muskelzellen, Gefässe und Nerven eingelagert sind. Die Anordnung dieser Elemente ermöglicht noch eine Zerlegung des *Stroma iridis* in zwei Lagen: a) die sogenannte vordere Grenzschicht und b) die Gefässschicht. Letztere enthält auch die glatten Muskelfasern des *M. sphincter pupillae* eingelagert.

a) Die vordere Grenzschicht besteht wesentlich aus Pigmentzellen, von denen wie in der Haut zwei Arten unterscheidbar sind. Die einen sind sehr reichlich verästelte und durch ihre Ausläufer vielfach zusammenhängende tief dunkel pigmentirte Zellen, Melanophoren;

sie bilden eine hintere zusammenhängende Lage. Hart am Pupillarrande gehen sie in einen Ring von besonders dunkel pigmentirten Zellen über, deren plumpe Körper sich mehr der Spindelform nähern (Steinach). Vor den Melanophoren (gegen das Endothel hin) liegen die Elemente der zweiten Kategorie: platte, rundliche oder polygonale mit einem Kern versehene, im frischen Zustande gelb gefärbte und stark granulirte Zellen, die offenbar den Xantholeukophoren der Haut gleichzustellen sind. Doch mögen auch reine Xanthophoren (namentlich am Pupillarrand) vorkommen.

Betrachtet man eine Iris, die reichlich goldene Flecken zeigte, frisch in Kochsalzlösung von der Fläche unter dem Mikroskop, so sieht man die Zellen der zweiten Kategorie als gelbe, röthliche, bläuliche oder graue, runde oder polygonale Felder, getrennt und vielfach umstrickt durch die Fortsätze der Melanophoren. Durch Zerzupfen gelingt es leicht, die einzelnen gelben granulirten Elemente sowie auch einzelne kleine Fetttröpfchen zu isoliren. Dass die Zellen ausser dem gelben Farbstoff, dem Lipochrin (wo röthliche Flecke sich finden, handelt es sich wohl um ein röthliches Lipochrom, wie es auch manchmal in der Haut vorkommt), noch andere Massen enthalten, folgt aus dem bläulichen, violetten oder grauen Schimmer, den viele schon in frischem Zustande darbieten, und den alle in fixirten Präparaten zeigen. Dass diese Massen Guanin sind, wie in den Xantholeukophoren der Haut, kann nicht wohl fraglich sein. Schon v. Wittich (1854) führte die goldglänzenden Flecken der Iris auf die gleichen Elemente (Interferenzzellen und gelbe Pigmentzellen) zurück wie die grüne Farbe der Haut (s. auch Leydig 1889). Genaueres über die Melanophoren und Xantholeukophoren s. im Capitel „Haut". An den Melanophoren der Iris beobachtete Steinach (1892) unter dem Einfluss der Blutleere oder der Erwärmung Concentration des Pigmentes aus den reich verzweigten Fortsätzen nach dem Zellkörper hin, bis dieser schliesslich Kugelgestalt annahm. Es dürften somit wohl an der Iris sich die gleichen Erscheinungen der Pigmentwanderung und damit des Farbenwechsels abspielen, wie in der Haut. Auf die Pupillenweite hat die Veränderung der Melanophoren, wie Steinach speciell festgestellt hat, keinen Einfluss.

b) Die Gefässschicht der Iris enthält in einer bindegewebigen Grundlage den *M. sphincter pupillae* und ausserordentlich zahlreiche Gefässe. Die genaue Anordnung der letzteren wird erst nach Erledigung des sonstigen Baues der Iris geschildert werden.

M. sphincter pupillae.

Der *M. sphincter pupillae* besteht aus glatten pigmentirten Muskelzellen, die in den Pupillartheil der Iris eingelagert sind und die Pupille umkreisen. Nach Steinach (1892), dem wir eine besonders genaue Untersuchung über den Muskel verdanken, sind zwei, stellenweise drei Lagen pigmentirter Spindelzellen zu unterscheiden, von denen die hinterste hart an die hintere Pigmentschicht der Iris

stösst (Fig. 196). Die isolirten Elemente des Sphincter stellen längliche spindelförmige Fasern dar mit grossem, stäbchenförmigem Kern. Mit Ausnahme dieses Kernes und der äussersten oft getheilten Spitzen der langen und feinen Ausläufer ist der ganze übrige Zellkörper gefüllt mit einem bräunlichen Pigment. Die Pigmentkörnchen sind von gleichmässiger Form und Grösse und, entsprechend der fibrillären Structur der Muskelzellen, in Reihen angeordnet, die mit den Fibrillen abwechseln.

Wie Herzog festgestellt hat, ist der Sphincter nicht überall am Pupillarrande anzutreffen, was der weiteren Beobachtung Herzog's entspricht, dass auch seine Anlage lückenhaft ist. Bei einem grossen erwachsenen Exemplar von *Rana esculenta* fand Herzog ihn 0,104 mm breit und 0,013 mm hoch. Entwickelungsgeschichtlich gehört der *M. sphincter pupillae* zur Retina.

Der *Sphincter pupillae* des Frosches ist schon von Grünhagen (1866) beschrieben worden; darauf fand ihn Faber (1876), während Koganeï (1885) ihn leugnete. Faber bemerkt sogar schon, dass er pigmentirt sei. Sehr genau wurde er untersucht von Steinach (1892); auch Grünhagen kam mehrfach auf ihn zurück (1888, 1893); in jüngster Zeit ist er von Herzog (1902) untersucht und auch hinsichtlich seiner Entwickelung verfolgt worden. Die Lage des Pigmentes zu den Sphincterzellen (innerhalb oder ausserhalb?) hält Grünhagen, der im Uebrigen schon 1866 die pigmentirten Sphincterzellen abbildete, noch nicht für sicher entschieden (1893). Die Nerven des *Sphincter pupillae* wurden bisher beim Frosch noch nicht anatomisch verfolgt; dass sie den oben (S. 778) erwähnten und auch in Theil II, S. 131, beschriebenen *Nn. ciliares* entstammen, darf wohl angenommen werden. Durch das physiologische Experiment (Schipiloff, 1886) ist nachgewiesen, dass auch beim Frosch der *N. oculomotorius* der pupillenverengernde Nerv ist. Die Untersuchung des Pupillartheiles der Iris nach Ganglienzellen lieferte ein vollkommen negatives Resultat (Guth 1901).

Mit der Physiologie des *M. sphincter pupillae* hat sich Steinach eingehend beschäftigt. Dabei hat sich die ausserordentlich interessante Thatsache herausgestellt, dass die schon von früheren Autoren (Fr. Arnold, Brown-Séquard, Budge u. A.; siehe die Steinach'sche Arbeit) beobachtete Pupillarreaction des ausgeschnittenen Aal- und Froschauges auf einer directen Lichterregbarkeit des pigmentirten *M. sphincter pupillae*, nicht aber auf einem intraocularen Reflexe beruht. Die pigmentirten Muskelfasern des Sphincter als solche werden direct, unter Vermittelung ihres Pigmentes, durch das Licht zur Contraction angeregt. Die Lichterregbarkeit des Sphincter bleibt unbeeinträchtigt, auch wenn die Pupille durch Atropin erweitert, d. h. alle nervösen Apparate ausgeschaltet wurden, die normaler Weise den Contractionszustand des Sphincter beeinflussen. Gegenüber den Einwänden, die Magnus (1899) gegen die Anschauung von Steinach erhob, hat Guth (1901) die letztere gestützt und bestätigt.

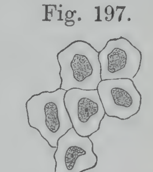
Eine weitere interessante, von Steinach (1890) festgestellte Thatsache ist die, dass beim Frosch, wie bei der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Wirbelthiere, nämlich bei sämmtlichen durch totale Faserkreuzung im Chiasma ausgezeichneten Formen, eine directe, aber keine consensuelle Pupillarreaction besteht. Die Pupillenverengerung (d. h. die Sphinctercontraction) bei

Belichtung eines Auges bleibt also auf das Versuchsauge beschränkt. Es muss demnach Trennung sowohl der beiden pupillenerregenden Centren, als auch der Reflexbahnen beider Augen bestehen, und die Fasern, die die Pupillenreaction vermitteln, müssen nicht bloss in centripetaler, sondern auch in centrifugaler Richtung total gekreuzt verlaufen. An die totale Kreuzung des Sehnerven ist die unilaterale Pupillarreaction geknüpft.

3. Die *Pars iridica retinae* besteht, wie Grünhagen (1866) festgestellt hat, aus zwei Lagen pigmentirter Zellen.

Die oberflächliche Lage bildet das hintere Epithel der Iris und stellt die Fortsetzung des Innenblattes der Retina dar. Es ist vollgepfropft mit Pigment, so dass die Zellgrenzen ohne besondere Vorbereitung nicht zu erkennen sind. An der in Chlorwasser gebleichten Iris findet es Grünhagen als ein aus polygonalen Zellen zusammengesetztes Pflasterepithel mit rundlichen, mitunter mehr elliptischen Kernen (Fig. 197).

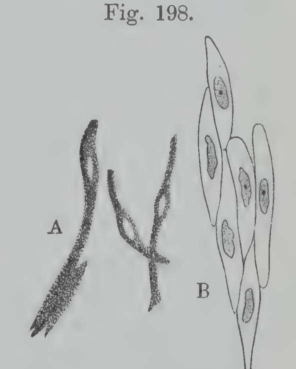
Fig. 197.



Die in Chlor gebleichten Pflaster - Epithelzellen der hinteren Irisfläche des Frosches. Nach A. Grünhagen.

Dicht unter dem Epithel liegt nach Grünhagen eine Schicht glatter pigmentirter Zellen in gleichmässiger Lage. Die isolirten Elemente bildet Grünhagen als länglich spindelförmig ab, mit einem elliptischen Kern, der ein Kernkörperchen enthält (Fig. 198). Ueber die Anordnung der Zellen erwähnt er Nichts. Dagegen macht Faber (1876) die Bemerkung, dass er „unter dem hinteren *Stratum nigrum*“ eine radiäre pigmentirte Faserung wahrzunehmen glaube; bei der Kröte gelang es nicht, dieselbe zu entdecken, doch „ohne Zweifel wird dies genaueren Nachforschungen gelingen“. Es liegt nahe, in den von Grünhagen beschriebenen und abgebildeten Zellen glatte Muskelzellen zu sehen und somit auch beim Frosch das Vorhandensein eines *M. dilatator pupillae*, wie er neuerdings bei Säugern zweifellos nachgewiesen ist, zu vermuthen. Doch ist hierüber eine specielle Untersuchung nothwendig.

Fig. 198.



A. Die unter dem Pflasterepithel (Fig. 197) gelegenen Pigmentzellen der Frosch-Iris mit Kali-Lösung isolirt. B. Dieselben Zellen in Chlor gebleicht. Nach A. Grünhagen.

Wird die Iris direct galvanisch gereizt, wobei die Elektrode auf die Corneo-Scleralgrenze aufzusetzen ist, so erfolgt Erweiterung der Pupille (Grünhagen). Intracranielle Durchschneidung des Oculomotorius hat starke Pupillenerweiterung zur Folge; wird dann das Thier psychisch erregt, so wird sehr rasch die Pupille noch weiter, um bald nach Aufhören der Erregung zu ihrem früheren Zustande der Erweiterung zurück-

zukehren. Die alsdann vorgenommene Sympathicusdurchschneidung (im Niveau des obersten Wirbels) bewirkt eine leichte Verengerung der Pupille trotz der Oculomotoriuslähmung, die erwähnten Erregungen haben ihren Einfluss verloren. Es laufen also auch beim Frosch pupillenerweiternde Fasern im Sympathicus. Zugeführt werden sie demselben durch die ersten sechs Spinalnerven (*N. spinalis II* bis *N. spinalis VII* incl.); die Wurzeln der übrigen Spinalnerven vom *N. spinalis VIII* an sind unwirksam (K. Schipiloff).

Gefässe der Iris (nach H. Virchow).

Die Iris erhält zwei Arterien, eine temporale und eine nasale, die aus der *A. ophthalmica* hervorgehen, und zwar aus dem Abschnitt derselben, der bogenförmig im *Corpus ciliare* herabsteigt. Der Anfang beider Gefässe liegt am Ciliarrand der Iris zwischen der ventralen und der temporalen Seite, aber der ersteren näher; beide Gefässe entspringen entweder dicht neben einander oder an getrennten Stellen. Die temporale Irisarterie ist die längere, sie nimmt reichlich zwei Drittel des Irisumfanges ein. Mit ihrem ersten Drittel hält sie sich am Ciliarrande, dann nähert sie sich sehr allmählich dem Pupillarrande. Die kürzere, knapp ein Drittel des Irisumfanges einnehmende, nasale Arterie wendet sich dagegen sofort schräg durch die Iris gegen die Pupille. An der nasalen Seite des Pupillarrandes verbinden sich die Ausläufer beider Arterien, die somit zusammen einen *Circulus arteriorus iridis major* bilden. Aus diesem Ring treten nur wenige Hauptäste hervor (in einem Falle 5 : 2 aus der nasalen und 3 aus der temporalen Arterie), die gegen den Pupillarrand treten und deren Endverzweigungen sich zu einem unregelmässigen Netze verbinden. Dieses nimmt die ganze Iris ein, kreuzt also auch den *Circulus major* vielfach (wobei es der proximalen Irisfläche näher liegt) und lässt nur am Pupillarrande einen feinen Saum frei. Bei aller Unregelmässigkeit sind an dem Netze doch drei Zonen zu unterscheiden: die Gefässe des Pupillarrandes sind am feinsten und liegen in der Hauptsache dem Rande parallel (*Circulus iridis minor*); in dem anschliessenden pupillaren Theil der Iris sind circuläre und radiäre Gefässe gemischt, in dem ciliaren dagegen überwiegt die radiäre Richtung: etwa 120 feine Gefässe ziehen an der Innenseite des Ringes vorbei gegen das *Corpus ciliare* und bilden in diesem ein überaus dichtes Geflecht, dessen einzelne Gefässe ausserordentlich stark geschlängelt sind. Aus diesem Geflecht führen gestreckte, unter einander parallele, aber durch spitzwinklige Anastomosen verbundene Gefässe, die *Vasa recta*, zu den vier am *Corpus ciliare* liegenden Venenwurzeln (der *V. bulbi superior* und des ventralen Venensternes, s. S. 793). Zu diesen sind sie rechtwinkelig gerichtet und biegen dann kurz in sie um.

Die beiden Irisarterien, die den *Circulus major* bilden, liegen innerhalb der Iris distal von dem Netze und springen an Querschnitten durch uninjicirte Regenbogenhäute weit in die vordere Kammer vor; Stücke von ihnen können auch am lebenden Thier beobachtet werden.

Die Versorgung der Iris durch Arterien, die selbstständig von der *A. ophthalmica* abgehen, ist eine Eigenheit, die, wie H. Virchow gezeigt hat, die Amphibien mit den Fischen, Reptilien und Vögeln theilen, und die diese Thiere den Säugern gegenüberstellt, bei denen die Iris von den langen Ciliararterien versorgt wird. Der darin ausgedrückten Unabhängigkeit zwischen Chorioidea und Iris steht als ebenso bemerkenswerthe, freilich auch ebenso unerklärte Thatsache die Verbindung der Irisarterien mit der *A. hyaloidea* beim Frosch (und Aal) gegenüber (H. Virchow).

C. Die Netzhaut, Retina *(Tunica nervosa)*.

C. Die Netzhaut, Retina (Tunica nervosa).

a) Ausdehnung. Eintheilung. Allgemeiner Bau.

Die Netzhaut erstreckt sich von der Opticuseintrittsstelle bis zum freien Rande der Pupille, lässt aber in dieser ganzen Ausdehnung drei sehr verschiedenartige Gebiete unterscheiden, als *Pars optica*, *Pars ciliaris* und *Pars iridica*. Die *Pars ciliaris* und die *Pars iridica* können der *Pars optica* zusammen auch als *Pars caeca* (Rabl) gegenübergestellt werden. Die Grenze der *Pars optica* und der *Pars caeca* liegt an der *Ora optica* (*Ora serrata*). Diese Grenzlinie ist, wie schon S. 794 geschildert wurde, makroskopisch an dem durchschnittenen Auge leicht erkennbar, und zwar dadurch, dass hier das im Bereich der *Pars optica* sehr dicke Innenblatt der Netzhaut plötzlich sehr dünn wird. Wie auch schon bemerkt, verläuft die *Ora optica* nicht genau kreisförmig, sondern im nasalen und temporalen Abschnitt mehr geradlinig von oben nach unten (Fig. 191, 192).

Die Retina besteht in ihrer ganzen Ausdehnung aus zwei Blättern, einem äusseren und einem inneren, die beide aus den beiden Blättern der secundären Augenblase hervorgehen. Das äussere Blatt, das der *Tunica vasculosa* anliegt, ist in ganzer Ausdehnung pigmentirt und wird daher kurz als Pigmentblatt oder Pigmentepithel der Retina bezeichnet; das innere Blatt ist nur in seinem Irisabschnitt pigmentirt, in den beiden anderen dagegen unpigmentirt. Es ist die eigentliche lichtpercipirende Membran, die Netzhaut im engeren Sinne. Inneres und äusseres Retinablatt gehen am Pupillarrand der Iris in einander über.

Die Retina ist in ihrer ganzen Ausdehnung gefässlos, anangisch (Hyrtl).

b) *Pars optica retinae.*

b) Pars optica retinae. Makroskopische Betrachtung.

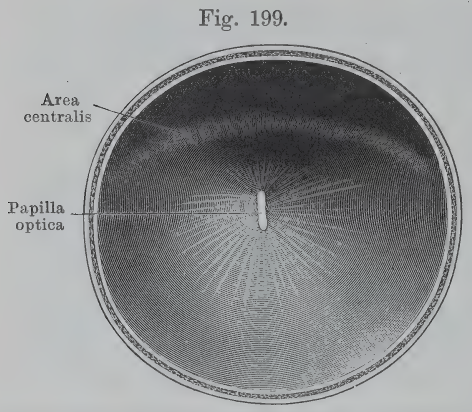
Makroskopische Betrachtung.

Das Gebiet der *Pars optica retinae* ist ausgezeichnet durch zwei wichtige Bezirke: die *Papilla nervi optici* und die *Area centralis retinae*.

Die *Papilla nervi optici* ist die Stelle, an der die Fasern des Sehnerven, nachdem sie die übrigen Schichten des Augapfels durchsetzt haben, die Innenfläche der Retina erreichen, um sich an dieser nach allen Richtungen divergirend auszubreiten. Makroskopisch ist die Papille (temporal von dem proximalen Pol) gut erkennbar. Sie

besitzt die Form eines länglichen schmalen Ovales, dessen Längsaxe vertical steht. Nach verschiedenen Richtungen von ihm ausstrahlende weisse dünne Stränge zeigen die Sehnervenfasern an (Fig. 199).

Fig. 199.



Hintergrund des rechten Auges von Rana esculenta mit Papilla optica und Area centralis retinae. (Nach einem Salpetersäure-Präparat.) 6 Mal vergr.

Auch die *Area centralis retinae* ist schon makroskopisch zu erkennen. Sie erscheint an der mit Salpetersäure behandelten Netzhaut von *Rana esculenta* in Form eines circa 1 bis 1,5 mm breiten horizontalen Streifens von gesättigt weisser Farbe, der in einer Entfernung von etwa 1 mm oberhalb des Opticuseintrittes quer durch die ganze Retina geht. Nasal wie temporal reicht er bis fast an die *Ora optica*; seine Grenzen gegen die übrige Netzhaut sind nicht scharf. Dieser von J. H. Chievitz entdeckten und beschriebenen Partie kommt ein besonders modificirter Bau und wahrscheinlich ein besonders scharfes Sehvermögen zu. Bei *Rana fusca* ist sie ebenfalls vorhanden, jedoch nur schwach ausgebildet. Eine besondere Vertiefung, wie sie bei höheren Wirbelthieren (als *Fovea centralis retinae*) vielfach vorkommt, fehlt bei den Fröschen (*Bufo calamita* und *B. vulgaris* besitzen nach Chievitz eine Andeutung davon).

Das äussere und das innere Netzhautblatt sind im Gebiete der *Pars optica retinae* nur lose mit einander verbunden, während andererseits eine festere Verbindung des äusseren Blattes oder des Pigmentepithels mit der Chorioidea besteht. Daher lässt sich das innere Blatt im Allgemeinen sehr leicht am frischen Auge vom Augenhintergrund ablösen, während das Pigmentepithel mehr oder minder vollständig an der Chorioidea haften bleibt. Doch bestehen hierin Unterschiede, die besonders von dem Grad der Helligkeit abhängen, der das Thier vor dem Tode ausgesetzt war (s. Pigmentwanderung des Pigmentepithels).

A. Aussenblatt der Retina: Pigmentepithel.

A. Aussenblatt der Retina: Pigmentepithel.

Das Aussenblatt der Retina ist ein einschichtiges Pigmentepithel, das nach aussen der *Lamina basalis* der Chorioidea, nach innen der

Stäbchen- und Zapfenschicht des Innenblattes unmittelbar anliegt. Es besteht aus Zellen, die einen mehr oder minder regelmässigen sechsseitig-prismatischen Körper und, von dessen Unterfläche (d. h. der retinalen oder vitrealen Fläche) ausgehend, eine grosse Anzahl von Fortsätzen unterscheiden lassen. Eine sehr genaue Schilderung dieses Epithels gaben Morano (1872), Kühne (in mehreren Arbeiten) und besonders Angelucci (1878), denen ich hier im Nachstehenden folge.

Von der Fläche betrachtet bieten die Zellen das Aussehen von Sechsecken, die ausser den dichten Massen braunen Pigmentes noch einige goldgelbe Oeltropfen unterscheiden lassen. Getrennt werden die sechseckigen braunen Felder durch helle Linien, die in ihrer Gesammtheit ein zierliches Rahmenwerk (Fig. 200) bilden. Gegen diese hellen Linien springt der Contour der Zelle oft mit kleinen Spitzen und Stacheln vor. Von der Seite betrachtet (Fig. 201, a. f. S.) erweisen sich die Zellen als deutliche Prismen, an denen zwei scharf von einander abgesetzte Zonen zu unterscheiden sind: eine obere (der Chorioidea zugekehrte), die farblos ist, und eine untere (vitreale), die pigmentirt ist, und von der die Fortsätze ausgehen. Die erstere nennt Angelucci Protoplasmakuppe, die letztere Pigmentbasis. Die Dimensionen beider verhalten sich durchschnittlich wie 1:3 (Morano).

Fig. 200.

Pigmentepithel der Retina von Rana esculenta, von der Chorioidealseite aus gesehen. An den Rändern der Figur sind die Zellen aus den Rahmen der Membrana reticularis retinae herausgefallen, und die letzteren allein übrig geblieben. Nach A. Angelucci.

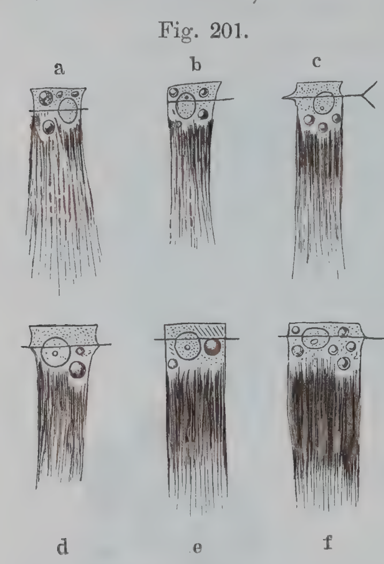
Die Protoplasmakuppe besteht aus einem fein granulirten Protoplasma (Morano) und enthält den grossen, meist nur mit einem Kernkörperchen versehenen Kern, sowie (wenigstens ausserordentlich häufig) zweierlei besondere Einschlüsse: Fetttropfen und Myeloidkörner.

Das Protoplasma fand van Genderen Stort (1887) bei Dunkelfröschen, wenn das Präparat nicht schon zu lange dem Licht ausgesetzt war, von gelblicher Farbe, eine Erscheinung, die mit der von Kühne gewonnenen Anschauung übereinstimmt, dass das Pigmentepithel den Sehpurpur erzeugt (s. Stäbchenaussenglieder).

Die Fetttropfen (Hannover 1844), die eine goldgelbe Farbe besitzen,

finden sich in den einzelnen Zellen in sehr verschiedener Anzahl und Grösse. Zellen, die keinen einzigen Oeltropfen enthalten, sind ausserordentlich selten, meist finden sich einer, zwei oder drei, doch auch mehr kommen vor (Angelucci zählte bis 10 Tropfen in einer Zelle; W. Krause in den grossen Zellen der Peripherie sogar 15). Gewöhnlich sind sie von der halben Grösse des Kernes, häufig erreichen sie die Grösse desselben, zuweilen übertreffen sie ihn. Doch auch erheblich kleinere werden beobachtet. Die Farbe der Tropfen ist tief goldgelb bis blass citronenfarben; besonders hell, wo Zertheilung in mehrere kleine Tropfen eingetreten ist, nicht wegen der dünnen Ausbreitung, sondern wirklich farbstoffärmer (Kühne). Ganz farblose Fetttropfen kommen beim Frosch nicht vor. Die Substanz der Oel- oder Fetttropfen wird von Kühne (1878) als Lipochrin bezeichnet und ist nach ihm identisch mit dem Fettfarbstoff der Fettkörper und der Haut (s. S. 498). Sie ist wie Fett in Osmiumsäure färbbar, in Alkoholäther, Benzol oder Schwefelkohlenstoff extrahirbar (Kühne 1879). Der gelbe Farbstoff des Lipochrins zeigt ähnliche Reactionen wie das Luteïn, ist aber mit diesem nicht identisch (Kühne gegen Capranica).

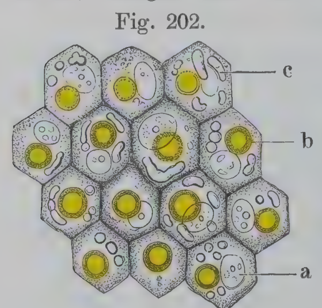
Fig. 201.



Sechs isolirte Pigmentepithelzellen von Rana esculenta (Dunkelfrosch) nach Maceration in verdünnter Osmiumsäure. *a*, *b*, *c* aus dem Centrum der Retina; *d* eine vermittelnde Uebergangsform, *e*, *f* von der Peripherie (dem Aequator) der Netzhaut. Der horizontale Strich ist der untere Rand der Neurokeratinkuppe. Nach Angelucci.

Die zweite Kategorie von Einschlüssen in der Protoplasmakuppe sind die Myeloidkörner, oder, wie Angelucci sie nennt, aleuronoiden Körner. Zuerst entdeckt und von den Fetttropfen unterschieden wurden sie durch Ewald und Kühne (1878). Sie sind stets vollkommen farblos, weniger stark lichtbrechend als die Fetttropfen und erscheinen daher matter, sowie compacter, endlich sind sie niemals so regelmässig sphärisch wie die Fetttropfen, sondern können namentlich in ihren kleineren Exemplaren eckig oder sonst unregelmässig gestaltet sein (Angelucci). In den Pigmentepithelzellen finden sie sich in wechselnder Zahl und in wechselnden Dimensionen; mit Vorliebe nehmen sie den obersten Abschnitt der Protoplasmakuppe ein und können hier eine zusammenhängende Lage bilden. Doch sind sie nicht constant. Aber sowohl bei dunkel wie bei hell gehaltenen und bei abwechselnd belichteten Fröschen werden alle Grade der Anfüllung mit Myeloidkörnern gefunden (Kühne). Aus ihrem Verhalten gegenüber chemischen Eingriffen schliesst Kühne, dass ihre Substanz dem Myelin verwandt ist, und nennt sie daher Myeloidkörner, während Angelucci sie den Aleuronkörnern nahe stellt und daher Aleuronoidkörner nennt. Von echten Aleuronkörnern unterscheiden sie sich dadurch, dass sie in

Fig. 202.



Pigmentepithel eines besonnten Frosches von hinten beobachtet, Einstellung auf die oberste Ebene. Nach W. Kühne.
a Kern, *b* Lipochrintropfen, *c* Myeloidkorn.

Aether zwar nicht gelöst, aber doch stark verändert werden; Angelucci hält es daher für wahrscheinlich, dass in ihnen ausser den zweifellos vorhandenen Eiweissstoffen auch noch fettartige Substanzen vorhanden sind, die durch Aether ausgezogen werden. Dafür spricht auch ihre Schwärzung in Osmiumsäure. In verdünnter Kalilauge sowie in Galle sind sie löslich. (Genaueres siehe bei Kühne, 1879.)

Der untere (retinale) Abschnitt des Pigmentzellenkörpers (Pigmentbasis, Angelucci) besteht fast ganz aus braunen Pigmentkörnern und zeigt eine eigenthümliche Längsstreifung, als ob die Pigmentkörnchen in Reihen parallel zur Zellaxe angeordnet wären (Morano). Vereinzelte Oeltropfen oder ein versprengtes Aleuronoidkorn können zwischen den Pigmentkörnern liegen. Von diesem Abschnitt gehen die Pigmentfortsätze aus, die sich zwischen die Elemente der Stäbchen- und Zapfenschicht hinein erstrecken. Die Fortsätze bilden ein Büschel isolirt verlaufender Fasern (Wimpern, Schnüre), die stets unverästelt, dabei alle von gleichmässiger Feinheit und Länge sind, fast alle in gleichem Niveau von dem Körper der Pigmentbasis entspringen und fast parallel verlaufen (Angelucci). Die Zahl der von einer Zelle entspringenden Fasern wächst im Allgemeinen mit dem Durchmesser der Zelle; die grössten Zellen besitzen circa 30 bis 40, an den kleinsten finden sich 10 bis 20; weniger als 10 hat Angelucci nicht beobachtet. Die Fortsätze können in ganzer Länge mit Pigmentnadeln gefüllt oder aber mehr oder minder vollständig frei von denselben sein (s. u.).

Was das Pigment (Fuscin, Kühne) anlangt, so zeigt dasselbe nach A. Frisch (1868) beim Frosch mannigfaltige Formen; es finden sich sowohl Stäbchen als auch verschiedene scharfkantige krystallähnliche Gestalten. Der längste Durchmesser der Pigmentkörperchen betrug 0,0009 bis 0,0027 mm, die Körperchen sind also ausserordentlich klein. In der Basis der Pigmentzellen sind die länglichen Stäbchen mit ihrer Längsaxe stets der Zellaxe parallel orientirt. Neben den krystallinischen Massen findet sich etwas körniges Pigment (van Genderen Stort). Die Farbe des Pigmentes ist braun in verschiedenen Nuancen, von hellerem Braun bis Schwarzbraun, niemals ganz schwarz. Kühne (1882) untersuchte den braunen Farbstoff des retinalen Pigmentepithels genauer, stellte seine Verschiedenheit von dem schwarzen amorphen Chorioidealpigment fest und nannte ihn Fuscin (s. Kühne's Darstellung in Hermann's Handbuch der Physiologie). Gegen chemische Eingriffe ist das Fuscin sehr resistent, bemerkenswerth ist dagegen sein Abblassen im Licht bei Gegenwart von Sauerstoff. Allerdings ist gerade beim Frosch die Lichtempfindlichkeit geringer als bei manchen anderen Thieren (s. d. Arbeit von Mays).

Die Verbindung der einzelnen Pigmentzellen erfolgt in eigenthümlicher Weise (Angelucci). Die freien Oberflächen und die seitlichen Ränder der einzelnen Protoplasmakuppen werden von einer dünnen Schicht einer cuticularen Substanz bedeckt, die nach Kühne (1879) Neurokeratin ist. Jede

Pigmentepithelzelle steckt mit der oberen Hälfte ihrer Protoplasmakuppe in einer sie vollkommen umschliessenden niedrigen Neurokeratinkappe. An ihren sechs freien Rändern sind diese einzelnen Kappen mit ihren Nachbarn untrennbar verlöthet. Diese freien unteren Ränder der Cuticularkappe sind etwas verdickt und erscheinen an isolirten Zellen in der Profilansicht als dreieckige Anschwellungen, von denen freie starre Fortsätze oft von recht erheblicher Länge seitwärts nach aussen hervorstehen; mitunter ist das Ende dieser Fortsätze gabelartig in zwei Ausläufer getheilt. Genau entsprechend der horizontalen Richtung dieser Fortsätze zieht auch über den Leib der Zelle von der einen Anschwellung zur anderen eine feine Linie (Fig. 201). Diese Linien und Fortsätze sind eben „die verdickten Löthstellen", welche die unteren freien Ränder der die einzelnen Zellen überziehenden Kappen mit einander vereinigen. Von der Fläche betrachtet erscheinen sie als feine Balken, die um die einzelnen Zellen zierliche sechseckige Rahmen herstellen (Fig. 200). Diese ganze cuticulare Bildung nennt Angelucci im Anschluss an Boll: Lamina reticularis retinae. Die Grösse der Pigmentepithelzellen ist in den einzelnen Regionen des Bulbus nicht gleich. Nach Angelucci sind sie im Augengrunde sehr schmal und sehr hoch: das von ihnen gebildete Mosaik ist sehr regelmässig und besteht aus sehr kleinen gleichseitigen Sechsecken. Im *Aequator bulbi* sind sie grösser, aber niedriger und erscheinen von der Fläche als in die Länge gezogene Sechsecke. Nach der *Ora optica* hin werden sie wieder kleiner und gleichzeitig niedriger, in der Flächenansicht verlieren sie ihre sechseckige Begrenzung, und das ganze Mosaik büsst seinen regelmässigen Charakter ein. In der oberen und unteren Hälfte der Netzhaut ist somit der Pigmentstreifen (auf dem Durchschnitt) dünn, in der Mitte des Augenhintergrundes (an der *Area centralis retinae*) ist er am dicksten: an letzterer Stelle ist also thatsächlich am meisten Pigment vorhanden (E. Fick).

Verhalten der Pigmentepithelzellen zu den Stäbchen und Zapfen.

Die Körper der Pigmentzellen decken eine verschieden grosse Anzahl von Stäbchen, die Pigmentfortsätze erstrecken sich zwischen den Stäbchen und Zapfen vitrealwärts bis zur *Membrana limitans externa* (s. Innenblatt der Retina). Die Zahl der Stäbchen, die von einer Pigmentzelle gedeckt werden, ist verschieden, je nach der Grösse der letzteren, also nach der Region des Auges. In der Gegend des Netzhautäquators kommen (Morano) etwa 12 bis 15 Stäbchen auf eine der grossen Pigmentzellen, im Centrum dagegen nur drei; ja nach Morano bedecken die kleinsten Pigmentzellen des Augengrundes sogar nur ein einziges Stäbchen. Die letztere Angabe wird allerdings von W. Krause (1892) bestritten, der die betreffenden Pigmentzellen für verstümmelt hält und auch im Centrum noch bis zu 9 Stäbchenaussenglieder von einer Pigmentzelle umfasst werden lässt, ebenso wie auch C. K. Hoffmann (im „Bronn") die Zahl der zu einer Pigmentzelle gehörigen Stäbchen für grösser erachtet als Morano. Jedenfalls werden in der Grosszellenzone am Aequator

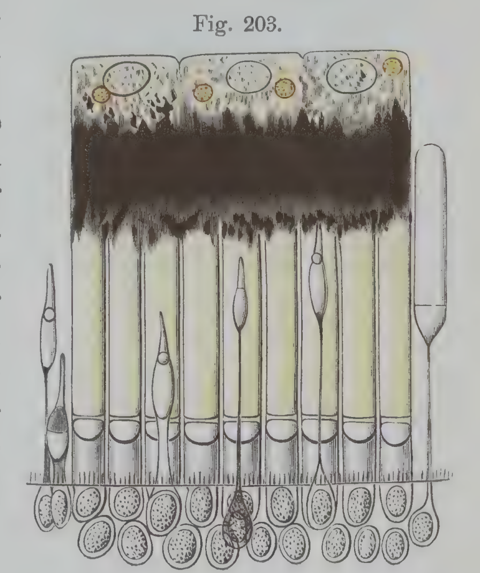
die meisten, im Centrum und in der äussersten Peripherie (Kleinzellenzone) die wenigsten Stäbchen von einer Pigmentzelle bedeckt.

Die Fortsätze der Zellen reichen, wie gesagt, zwischen den Stäbchen und Zapfen bis zur *Membrana limitans externa*. An den Aussengliedern der Stäbchen scheinen sie in die hier befindlichen Rinnen der Oberfläche eingelagert zu sein; ihr Verhalten zu den Innengliedern bleibt noch fraglich (s. unten, S. 824). Die Zapfen liegen in contrahirtem Zustande zwischen den letzten Enden der Zellfortsätze; sind sie dagegen stark gestreckt, so liegen ihre Aussenglieder im Bereich des proximalen Drittels der Fortsätze (s. u.).

Wanderung des Pigmentes.

Das Pigment liegt in der Zelle nicht unveränderlich fest, sondern vermag in ihr und ihren Fortsätzen zu wandern. Hauptsächlich gilt dies von den Pigmentnadeln; das körnige Pigment scheint mehr in den Epithelzellen zurückzubleiben (van Genderen Stort). Diese Wanderung ist von verschiedenen Momenten abhängig, in erster Linie von Licht und Dunkelheit. Dunkel bewirkt eine Concentration des Pigmentes in der Pigmentbasis und dem äusseren Drittel der Fortsätze (die Protoplasmakuppe bleibt stets pigmentfrei), bei Belichtung strömt dagegen das Pigment weiter in die Fortsätze hinein und füllt diese mehr oder minder vollständig an. Ist die Lichtstellung oder Innenstellung des Pigmentes sehr ausgesprochen, so reichen die Pigmentschnüre bis zur *Membrana limitans externa*, ja, das Pigment ist hier sogar dichter angehäuft als in der mittleren Höhe der Stäbchen (Czerny 1867). Bei Aussenstellung des Pigmentes (typischer Dunkelstellung) bezeichnet die untere Grenze des oberen Drittels der

Fig. 203.



Pigmentepithel und Neuro-Epithelschicht der Retina einer Rana esculenta, die 48 Stunden im absoluten Dunkel verweilt hatte. 600 Mal vergr. Nach van Genderen Stort.

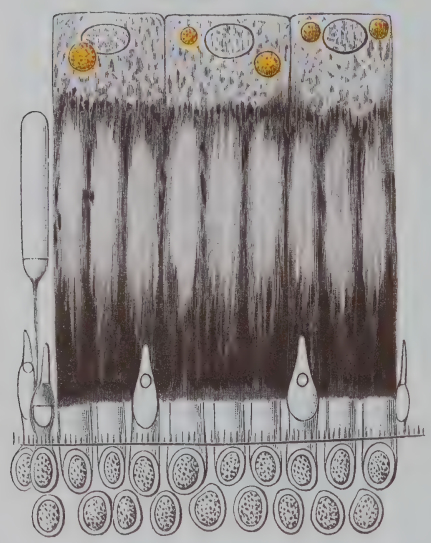
In den drei hellgelb gefärbten Zellen des Pigmentepithels erkennt man die grossen Kerne, daneben die hochgelben Lipochrinkugeln und etwas körniges Pigment. Die krystallinischen Pigmentnadeln sind angehäuft in den Zellbasen und in den äusseren Theilen der Fortsätze um die Gipfel der Stäbchen, die dadurch grossentheils verdeckt werden.

Die Stäbchenaussenglieder sind gelb gefärbt und von den Innengliedern scharf getrennt. In diesen die Ellipsoide. Rechts ein grünes (keulenförmiges) Stäbchen. Zwei Kugelzapfen, der eine mit langen fadenförmigen, der andere mit mehr zusammengezogenem und dickem Myoid, ein kugelfreies Zäpfchen mit gestrecktem Myoid, sowie (links) ein Doppelzapfen, dessen Hauptzapfen mässig verlängert ist, sind sichtbar. Von der Membrana limitans steigen Fasern (Faserkörbe) auf.

Stäbchenlänge diejenige Linie, bis zu der die Pigmentnadeln herabreichen, und dementsprechend ist an den isolirten Zellen auch nur das obere Drittel der Fortsätze pigmentirt, während ihre unteren Abschnitte entweder ganz farblos bleiben oder doch nur ausnahmsweise einzelne versprengte Pigmentnadeln enthalten (Angelucci).



Fig. 204.



Pigmentepithel und Neuro-Epithelschicht der Retina einer Rana esculenta nach fünfstündigem Verweilen im Tageslichte. 600 Mal vergr. Nach van Genderen Stort.

Körniges Pigment in den Pigment-Epithelzellen; an der Stelle, wo die abgerundeten Gipfel der Stäbchenaussenglieder die Zellkörper erreichen, sind in diesen noch einige Pigmentnadeln zurückgeblieben, die Mehrheit derselben ist in den Fortsätzen der Zellen centripetal gewandert und hat sich besonders dicht über der Grenze der Stäbchen-Innen- und Aussenglieder angehäuft.

Die Zapfen sitzen mit dickem und kurzem Myoid auf der Membrana limitans externa. Sichtbar sind: in der Mitte zwei Kugelzapfen, rechts ein kugelfreies Zäpfchen, links ein Doppelzapfen mit kontrahirtem Hauptzapfen, sowie ein grünes Stäbchen.

Die Innen- oder Aussenstellung des Pigmentes äussert sich auch noch in einem anderen Verhalten: bei Dunkelstellung löst sich das Innenblatt der Netzhaut leicht von dem Pigmentepithel ab, bei Innenstellung des Pigmentes bleiben dagegen oft Fetzen des Pigmentepithels an dem Innenblatt hängen. Dies spricht für einen innigeren Zusammenhang zwischen dem Innenblatt und dem Pigmentepithel bei Innenstellung: erklärbar durch die Dickenzunahme, die die Pigmentfortsätze bei der Anfüllung mit Pigment erfahren müssen, sowie durch die gleichzeitig erfolgende Quellung der Stäbchenaussenglieder (s. diese). Dagegen lassen sich beim Dunkelfrosch die Fortsätze leichter aus den Zwischenräumen zwischen den Stäbchen herausziehen (die Fortsätze sind pigmentfrei, die Stäbchenaussenglieder abgequollen).

Die Zeitgrössen, in denen sich die beschriebenen Veränderungen abspielen, sind nach Angelucci identisch mit denen, die Boll für die entsprechenden physiologischen Veränderungen des Sehpurpurs ermittelt hat. Um eine Pigmentirung der Retina bis zur *Membrana limitans externa* hervorzubringen, genügt eine intensive Beleuchtung von im Durchschnitt 10 bis 15 Minuten, d. h. dieselbe Zeit, die den in der Retina eines Dunkelfrosches aufgespeicherten Sehpurpur zum Verschwinden bringt. Bei längerer Beleuchtung häuft sich das Pigment an der *Membrana limitans* immer mehr an. Um die so entstandene Veränderung wieder rückgängig und die inneren zwei Drittel der Stäbchenschicht wieder pigmentfrei zu machen, ist ein ebenso langer Aufenthalt der Retina in der Dunkelheit nöthig wie zur physiologischen Regeneration des Sehpurpurs, d. h. $1^1/_2$ bis 2 Stunden.

Auch nach Durchschneidung des *N. opticus* findet noch Reaction des Pigmentepithels auf Licht und Dunkelheit statt (Angelucci u. A.).

Durch die Untersuchungen von E. Fick (1889, 1891) erfährt der oben ausgesprochene Satz eine Einschränkung. Es ist danach allerdings die Thatsache

der Innenstellung bei Lichtreiz unzweifelhaft richtig, dagegen wird die Aussenstellung nicht bei allen Dunkelfröschen gefunden und in der ganzen Netzhaut überhaupt nur selten. Die einzelnen Netzhautpartien verhalten sich verschieden: in den mittleren Partien des Augengrundes, wo die Pigmentschicht am dicksten ist (s. S. 812), zeigt das Pigment oft auch bei Dunkelfröschen Innenstellung. Dagegen zeigen die pigmentärmeren Stellen geringere Neigung zur Innenstellung. Es spielen ferner bei dem Auftreten von Innen- und Aussenstellung noch andere Momente mit, so bewirkt Erschwerung oder Behinderung der Athmung Innenstellung auch ohne Licht. Jedenfalls ist Aussenstellung des Pigmentes nach Fick keine so regelmässige Eigenschaft des Dunkelfrosches wie etwa das Rothsein der Stäbchenaussenglieder.

Von besonderem Interesse sind die Versuche von Engelmann (1885), aus denen hervorgeht, dass die Pigmentwanderung unter dem Einfluss des Nervensystems steht, dass sie reflectorisch von entfernten Körpergegenden aus erzeugt werden kann, und besonders, dass Belichtung eines Auges nicht nur in diesem selbst Innenstellung des Pigmentes (und Contraction der Zapfen, s. später) erzeugt, sondern auch in dem dunkel gehaltenen Auge. Engelmann folgert, dass diese Association nur durch die *Nn. optici* vermittelt sein kann, die somit auch centrifugale (retinomotorische) Fasern für Pigmentzellen und Zapfen führen müssen (zunächst bei *Rana esculenta* und *R. fusca*). Die Richtigkeit der Engelmann'schen Versuche und der Schlussfolgerung wird allerdings von E. Fick bestritten; immerhin mag daran erinnert sein, dass die von Engelmann geforderten im Gehirn entspringenden Opticusfasern durch die anatomische und entwickelungsgeschichtliche Forschung als thatsächlich bestehend festgestellt sind (Theil II, S. 61 und 120).

Zur Literatur.

Der Einfluss der Belichtung auf das Aussehen der Pigmentfortsätze ist zuerst von Czerny (1867) beim Frosch beobachtet worden, und Czerny wirft daraufhin die Frage auf, „ob nicht das Pigment längs dieser Fortsätze ähnlich wie die Körnchen in einem Rhizopodenarm fortbewegt wird, ob die Fortsätze selbst nicht contractil sind“. Aufs Neue beachtet wurde die Erscheinung durch Kühne (1877) und Boll (1878). Dass es sich bei den fraglichen Veränderungen um ein Wandern der Fuscinnadeln in den Fortsätzen, nicht aber um eine Emission und Contraction dieser selbst handele, haben Kühne und Sewall an dem Pigmentepithel von *Abramis Brama* einwandsfrei gezeigt. Hier enthalten die Fortsätze ausser Fuscin auch noch Guanin, das auch die pigmentfreien Fortsätze leichter erkennbar macht. So liess sich zeigen, dass die Fortsätze an Ort und Stelle liegen bleiben, während das Pigment hin- und herwandert. Es handelt sich also um Vorgänge ganz ähnlich denen, die an den Melanophoren der Haut beobachtet werden.

B. Innenblatt der Retina.

Uebersicht. Schichtung. Dicke.

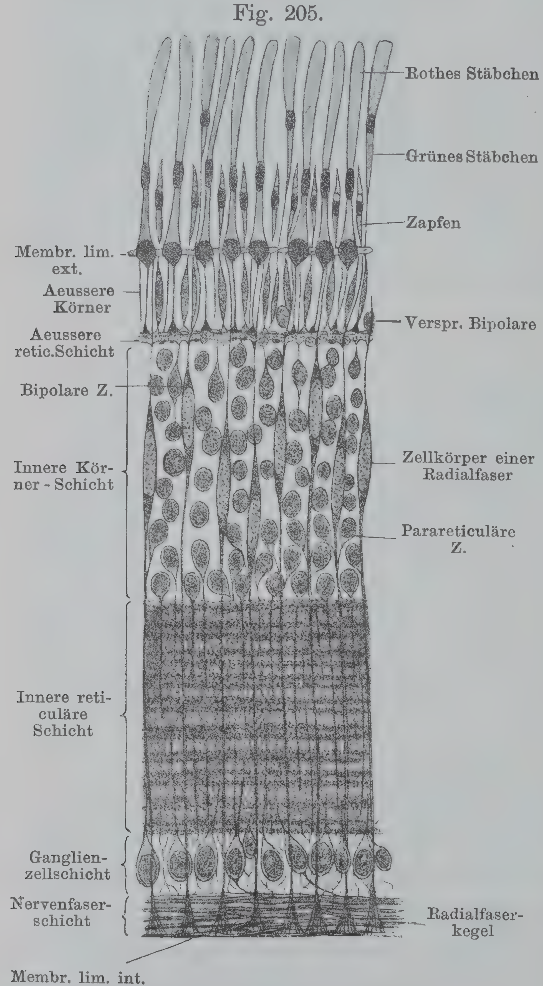
B. Innenblatt der Retina. Uebersicht. Schichtung. Dicke.

Das innere Blatt der Retina oder die Netzhaut im engeren Sinne stellt eine nach dem Tode meist weissliche, durchschnittlich 0,2 mm dicke Haut dar, die an der *Papilla nervi optici* und an der *Ora optica* enger befestigt, sonst aber leicht von der Unterlage abzulösen ist. Sie liegt der Innenwand des Bulbus ganz glatt an. An der *Ora optica* (S. 807) verdünnt sie sich sehr beträchtlich. Ihrem feineren

histologischen Bau nach setzt sie sich aus einer Anzahl von Schichten zusammen, deren äusserste dem Pigmentepithel, und deren innerste der *Membrana hyaloidea* des Glaskörpers unmittelbar anliegt. Die Schichten sind die für die Retina der Wirbelthiere typischen, nämlich:

1. Stäbchen- und Zapfenschicht,
2. Aeussere Grenzmembran, *Membrana limitans externa*,
3. Aeussere Körnerschicht,
4. Aeussere reticuläre Schicht,
5. Innere Körnerschicht,
6. Innere reticuläre Schicht,
7. Ganglienzellschicht,
8. Nervenfaserschicht,
9. Innere Grenzmembran, *Membrana limitans interna*.

Fig. 205.



Schnitt durch die Retina von Rana esculenta.
Nach W. Müller.

Die Bedeutung der einzelnen Schichten ist ausserordentlich verschieden; ihre Unterscheidung hat nur den Zweck topographischer Orientirung. Der Zusammensetzung und Bedeutung der einzelnen Lagen gerechter wird die Unterscheidung einer Neuroepithelschicht und einer Gehirnschicht (G. Schwalbe). Die Grenze beider liegt innerhalb der äusseren reticulären Schicht, doch ist diese selbst schon der Gehirnschicht zuzuzählen, so dass nur die drei an erster Stelle genannten Schichten zusammen die Neuroepithelschicht repräsentiren.

Die Elemente, die die einzelnen Schichten aufbauen, sind zum grössten Theil nervöser Natur, zum kleineren repräsen-

tiren sie ein Stützgerüst. Zum Stützgerüst (Fulcrum, W. Müller) gehören ausser den beiden *Membranae limitantes* noch gewisse Elemente, die in dem Gebiet zwischen diesen beiden Membranen sich finden. Da somit das Stützgerüst sowohl in der Gehirn- wie in der Neuroepithelschicht gefunden wird, so erfordert es eine selbstständige Betrachtung. In der speciellen Schilderung werden zuerst die Neuroepithelschicht, dann die Gehirnschicht, alsdann das Stützgerüst und endlich die Besonderheiten der Retina im Gebiete der *Area centralis* behandelt werden.

Dicke der Retina und ihrer Schichten.

Die Dicke des Innenblattes der Retina ist nicht überall gleich. Am dicksten (ca. 0,3 mm) ist es im Gebiet der *Area centralis retinae*; von hier aus nimmt die Dicke gegen die *Ora optica* hin bis auf etwa 0,1 mm ab.

Genaue Messungen sind wiederholt ausgeführt worden. Bei einem Vergleich der verschiedenen an fixirten Netzhäuten gewonnenen Zahlen ist, wie W. Krause (1892) betont, die Art der Fixation besonders zu beachten: die Fixation in Müller'scher Flüssigkeit erhält die natürlichen Maasse genauer als die gebräuchliche Anwendung von Salpetersäure und Alkohol, durch die sich die Dicke aller Schichten vermindert. Auf Dickenunterschiede, die in der Species begründet sein könnten, ist bisher nicht genauer geachtet worden.

Nach Hirschberg (1882) war an einem gehärteten Froschauge (wahrscheinlich *R. esculenta*, Fixation nicht angegeben) in der Nachbarschaft der *Papilla optica*:

die Dicke der Stäbchen- und Zapfenschicht	= 74,0 μ
„ „ „ äusseren Körnerschicht	= 18,5 μ
„ „ „ äusseren reticulären Schicht	= 18,5 μ
„ „ „ inneren Körnerschicht	= 92,5 μ
„ „ „ inneren reticulären Schicht	= 55,5 μ
„ „ „ Ganglienzellschicht	= 18,5 μ
„ „ „ Sehnervenfaserschicht	= 37,0 μ
	Sa. 314,5 μ = 0,3 mm

Chievitz (1889) giebt umstehende Tabelle für *Rana esculenta* (an dem durch die Opticuspapille hindurchgelegten axialen Verticalschnitt des wahrscheinlich in Salpetersäure fixirten Auges).

Diese letztere Tabelle giebt zugleich einige Besonderheiten der einzelnen Schichten, auf die bei Betrachtung der *Area centralis retinae* zurückzukommen ist. Im Allgemeinen ist zu sagen, dass die innere Körnerschicht, die Stäbchen- und Zapfenschicht sowie die innere reticuläre Schicht sehr dick sind, die übrigen Schichten erheblich dünner, ganz besonders dünn die beiden *Membranae limitantes*.

	Mitte zwischen Ora und Area mm	Area, Mitte mm	Mitte zwischen Area und Opticus mm	Mitte der unteren Netzhauthälfte mm
Totaldicke der Retina	0,145	0,265	0,220	0,160
Dicke zwischen beiden Limitantes	0,100	0,200	0,170	0,100
Stäbchen und Pigmentzellen	0,045	0,065	0,050	0,060
Zahl der über einander liegenden Kerne: äussere Körner	1—2	3	2	1—2
Zahl der über einander liegenden Kerne: innere Körner	4	8—9	6	3—4
Zahl der über einander liegenden Kerne: Ganglienzellschicht	1	1 (dicht gelagert)	1	1
Stäbcheninnenglieder, Dicke	0,0055—0,0066	0,0044—0,0055	—	0,0055
Zapfeninnenglieder, Dicke	0,0033	0,0033	—	0,0033—0,0044
Aeussere Körner: Chorioideale Reihe, Breite	0,0066—0,0077	0,0055—0,0066	0,0088	0,0088
Aeussere Körner: Chorioideale Reihe, Länge	0,0066—0,0088	0,0088—0,0100	0,0120	0,0100
Aeussere Körner: Vitreale Reihe, Breite	0,0066—0,0077	—	0,0077	0,0066
Aeussere Körner: Vitreale Reihe, Länge	0,0066—0,0088	—	0,0077	0,0088

Neuroepithelschicht der Retina.

Neuroepithelschicht der Retina.

Zur Neuroepithelschicht der Retina gehören: die Stäbchen- und Zapfenschicht, die *Membrana limitans externa* und die äussere Körnerschicht.

Die Neuroepithelschicht enthält als wichtigste Elemente die Sehzellen, die als Stäbchen- und Zapfensehzellen unterschieden werden. Sie sind in einfacher Lage neben einander angeordnet und bilden eben so ein Neuroepithel. Die zu dem Stützgerüst der Retina gehörige, mit vielen Löchern versehene *Membrana limitans externa* durchsetzen sie in der Weise, dass ausserhalb derselben nur bestimmte Abschnitte von ihnen liegen, die Stäbchen und die Zapfen, die in ihrer Gesammtheit die Stäbchen- und Zapfenschicht oder musivische Schicht bilden. Zwischen die Stäbchen und Zapfen schieben sich einerseits die Fortsätze der Pigmentzellen, andererseits Fortsätze der *Membrana limitans externa* ein, eigene selbstständige Elemente besitzt diese Schicht aber nicht weiter. Die äussere Körnerschicht enthält in der Hauptsache die kernführenden Abschnitte der Sehzellen; dazu kommt aber noch eine Anzahl versprengter Bipolaren, d. h. Zellen vom Charakter solcher, die in

der inneren Körnerschicht gefunden werden, sie sind als verlagerte Elemente aufzufassen. Die Schicht wird endlich von den Stützfasern der Netzhaut durchsetzt.

Die Dicke der Stäbchen- und Zapfenschicht ist verschieden je nach der Gegend der Retina, überall aber recht beträchtlich. Wie aus der oben mitgetheilten Tabelle von Chievitz hervorgeht, beträgt bei *Rana esculenta* die Dicke dieser Schicht zusammen mit der Pigmentepithelschicht am fixirten Auge im oberen Netzhautgebiete zwischen Ora und Area 45 μ, in der Area 65 μ, zwischen Area und Opticus 50 μ, in der Mitte der unteren Netzhauthälfte 60 μ. Auch die Dicke der äusseren Körnerschicht ist der angeführten Tabelle zufolge nicht überall gleich: im oberen Netzhautgebiet zwischen Ora und Area liegen ein bis zwei, in der Area drei, in der Mitte zwischen Area und Opticus zwei, in der Mitte der unteren Netzhauthälfte eine bis zwei Körnerlagen über einander.

Die Sehzellen.

Die Sehzellen.

Die Sehzellen reichen von der äusseren reticulären Schicht bis in die Stäbchen- und Zapfenschicht. An jeder Sehzelle sind zwei Abschnitte zu unterscheiden, der innere kernhaltige und der äussere kernfreie. Das Ende des kernhaltigen Theiles bildet eine Faser, die mehr oder minder weit in die äussere reticuläre Schicht hineinreicht und hier frei endet, in Contact mit Verzweigungen der in der äusseren Körnerschicht gelegenen bipolaren Zellen. Nach der Gestaltung des äusseren kernlosen Abschnittes werden zwei Arten von Sehzellen unterschieden, die Stäbchensehzellen und die Zapfensehzellen. Die Gesammtzahl der Sehzellen beim Frosch nimmt W. Krause (1892) auf etwa eine Million an.

a. Stäbchensehzellen.

a. Stäbchensehzellen.

Die Stäbchensehzellen sind sehr lange Gebilde, an denen der innere Abschnitt durch das kernhaltige Stäbchenkorn und die Stäbchenfaser, der äussere Abschnitt durch das eigentliche Stäbchen gebildet wird. An letzterem sind ein Aussenglied und ein Innenglied zu unterscheiden (Hannover, Braun, W. Krause, M. Schultze), die sich beide physikalisch wie chemisch verschieden verhalten. Nach der Länge und Form der beiden Glieder sowie nach der Farbe des frischen unter geeigneten Vorsichtsmaassregeln untersuchten Stäbchens werden noch zwei Arten von Stäbchen auseinandergehalten und als rothe und grüne bezeichnet. Die Zellen mit rothen Stäbchen bilden die überwiegende Mehrzahl und sollen daher der Beschreibung zu Grunde gelegt werden.

α) Stäbchenzellen mit rothen Stäbchen.

Die rothen Stäbchen des Frosches sind im Allgemeinen cylindrische Gebilde mit einer durchschnittlichen Länge von (in frischem Zustande) 80 μ und einem Durchmesser von circa 6 μ. In der *Area centralis* sind sie etwas dünner (s. die Tabelle auf S. 818). Im Vergleich mit den Stäbchen anderer Wirbelthiere sind sie als gross und besonders als sehr dick zu bezeichnen. Von der Gesammtlänge kommen circa 60 μ auf das Aussenglied, circa 20 μ auf das Innenglied. Aussen- und Innenglied werden durch eine quere helle Scheibe einer besonderen Substanz, die schon M. Schultze (1867) einer Kittsubstanz vergleicht, mit einander verbunden: Zwischenscheibe von R. Greeff (1900). Ihre leichte Zerstörbarkeit führt oft zur Trennung des Innengliedes von dem Aussengliede.

Das Aussenglied ist glänzender und demnach stärker lichtbrechend als das Innenglied, es ist aber auch, wie die Untersuchung im polarisirten Lichte ergiebt, doppeltbrechend, und zwar positiv, mit Rücksicht auf die in der Längsrichtung liegende optische Axe (M. Schultze). In alkalischem Karmin färben sich nur die Innen-, nicht die Aussenglieder (Braun); umgekehrt werden in Ueberosmiumsäure die Aussenglieder grünlichschwarz, während die Innenglieder längere Zeit ungefärbt bleiben.

W. Krause (1892) bestimmte als Maasse der rothen Stäbchen bei *Rana fusca* (Dunkelfrösche, 8 cm lang):

	Länge	Breite
Ganzes Stäbchen	0,081 mm	—
Aussenglied	0,0615 mm	0,006 mm
Innenglied	0,0195 mm	0,006 mm
Ellipsoid	0,01 mm	0,006 mm

Aussenglied. Das Aussenglied ist meist rein cylindrisch gestaltet, doch kann eine geringe Dickenabnahme nach der Chorioidea vorkommen (M. Schultze). Das obere Ende ist nicht quer abgestutzt, sondern besitzt (Schwalbe) einen flacheren oder gewölbteren kuppelförmigen Aufsatz, der sich schon am frischen Präparat leicht von dem Aussenglied trennt. Es liegt der Unterfläche einer Pigmentepithelzelle an. Die Oberfläche des Aussengliedes ist längsgestreift (M. Schultze 1867); dies rührt daher, dass sie nicht glatt, sondern cannelirt ist, d. h. mit sehr feinen Furchen versehen, die im Wesentlichen der Länge nach, genauer in langgezogenen Spiralen verlaufen. Hensen, der (1867) zuerst darauf aufmerksam machte, aber die Kanten zwischen den Rinnen als Fasern ansprach, zählte 24 derselben an einem Stäbchen. Merkel zeigte (1870), dass es sich um eine Cannelirung der Oberfläche handele, und bezeichnete als

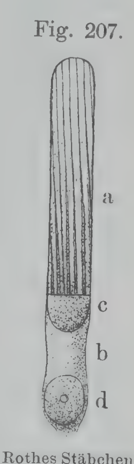
Grund derselben mechanische Eindrücke, hervorgebracht durch die Fortsätze der Pigmentepithelzellen, die in die Rinnen sich einlagern.

Als ganz entschieden kann diese Frage wohl noch nicht gelten. Merkel führte als Stütze seiner Auffassung an, dass die Pigmentfortsätze beim Frosch bis an die *Membrana limitans externa* reichen, und dass demzufolge auch die Stäbcheninnenglieder die Längsrinnen zeigen. Beides wird von Morano bestätigt, der auch der Merkel'schen Deutung zustimmt. Von anderer Seite sind Einwände erhoben worden; so macht C. K. Hoffmann geltend, dass die Zahl der Rinnen viel kleiner und ihre Anordnung viel regelmässiger ist als die der Pigmentfortsätze. Auch sollen sich die Rinnen nicht auf die Innenglieder fortsetzen und gerade unten am dicksten sein, während die Pigmentfortsätze hier am dünnsten sind.

Fig. 206.

Rothes (links) und grünes (rechts) Stäbchen v. Frosch. Nach R. Greeff. Härtung in Osmiumsäure, Zupfpräparat. Vergr. 1000 : 1. *a* Aussenglied, *b* Ellipsoid, *c* Innenglied, *d* Zwischenscheibe zwischen Aussen- und Innenglied, *e* Stäbchenkorn mit Faser, *l* Membrana limitans externa.

Fig. 207.



Rothes Stäbchen vom Frosch, frisch in Humor aqueus untersucht. Nach C. K. Hoffmann.

Den Aussengliedern der Stäbchen kommt eine Hülle zu, die isolirbar ist, sich wie Neurokeratin verhält und an Unlöslichkeit mit dem Keratin des Gehirnes wetteifert (Kühne 1879). Von der Hülle umschlossen findet sich der Inhalt, der aus abwechselnden Scheiben von leichter und weniger leicht quellbarer Substanz besteht (M. Schultze). Schon in frischem Zustande zeigen die Stäbchenaussenglieder bei geeigneter Vergrösserung häufig als Ausdruck dieser Schichtung eine Querstreifung. Viel deutlicher wird diese erkennbar aus dem Zerfall der Aussenglieder in einzelne Scheiben, wie er häufig eintritt.

Dieser Scheibenzerfall tritt schon in frischen Präparaten in Serum, rascher noch bei Zusatz von Wasser oder verdünnter Essigsäure ein (Hannover 1840, 1844; M. Schultze 1867). M. Schultze verfolgte die dabei zu beobachtenden Erscheinungen genauer und folgerte eben aus ihnen das Vorhandensein einer leicht und einer schwer quellbaren Substanz in gesetzmässiger Anordnung. Durch Aufquellen der ersteren (Kittsubstanz) bei vorsichtigem Wasserzusatz werden die weniger quellbaren Scheiben auseinandergedrängt, wobei das Stäbchen sich bedeutend verlängert und in Folge ungleicher Quellung erst hirtenstabförmig, dann kreisförmig zusammenkrümmt. Bei weiterer Quellung wird die Scheibenstructur

undeutlich, und schliesslich ist aus dem Stäbchen ein kugeliges Gebilde geworden, an der Peripherie mit einer stärker lichtbrechenden Masse, offenbar der Masse der schwerer quellbaren Scheiben, die jetzt eine Rinde um den kugeligen Tropfen bildet. Am stärksten und auffallendsten äussert sich das Quellungsvermögen der Aussenglieder in stark verdünnter Kalilauge. Hier strecken sie sich ganz enorm (bis zum 10 fachen der ursprünglichen Länge) und krümmen sich dabei in Schlangenlinien fortwährend hin und her. Zenker und Schultze haben auch Messungen und Zählungen der Plättchen der Aussenglieder angestellt Zenker maass als Länge des ganzen Aussengliedes beim Frosch 0,0228 mm und zählte nach der Zerklüftung 33 Plättchen, woraus sich 0,6 μ Dicke für jedes berechnet; M. Schultze maass als Scheibendicke 0,5 μ. — Die Einwirkung der verschiedenen Reagentien auf die Scheiben ist nicht die gleiche; so bewirkt Essigsäure, wie es scheint, eine leichte Zusammenziehung der Scheiben und daher einen Zerfall ohne Verlängerung des Stäbchens.

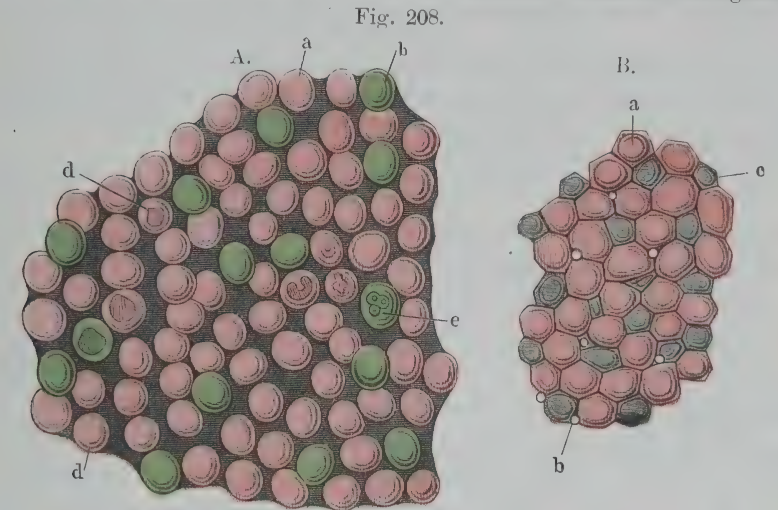
Der Plättchenzerfall tritt, wie Merkel bei Triton fand, und Schwalbe (1874) für den Frosch bestätigt, nicht an dem ganzen Aussenglied gleich rasch ein, vielmehr verhalten sich die dem Innenglied benachbarten Theile länger resistent gegen die quellungserregenden Agentien. Dies wird von den genannten Forschern darauf zurückgeführt, dass das untere Ende des Aussengliedes von einer Fortsetzung der Rindenschicht des Innengliedes umgeben ist.

Tropfenbildung. Axenfaden. Eine andere postmortale Umwandlung, die die sehr empfindlichen Stäbchenaussenglieder leicht erfahren, ist der Zerfall in Tropfen. Er tritt bei Zusatz von Wasser oder in dünnen Lösungen von Chromsäure oder Kalium bichromicum auf. Die Tropfen besitzen Aehnlichkeit mit den Myelintropfen, die aus der Markscheide der Nervenfasern bei Wasserzusatz austreten. Die Tropfen bleiben oft durch einen Faden unter einander in Zusammenhang, der sich in das Innenglied hinein fortzusetzen scheint. Ritter hielt ihn (1859) für eine präformirte Bildung, einen Axenfaden, der sich durch Innen- und Aussenglied hindurch erstrecken sollte wie der Axencylinder einer markhaltigen Nervenfaser. Diese seiner Zeit vielfach discutirte und auch vielfach gestützte, sehr bald aber auch stark bestrittene Ansicht ist jetzt verlassen (die Literatur über diesen Punkt bis 1867 findet sich bei Hensen, 1867), doch ist aus optischen Erscheinungen anzunehmen, dass der axiale Theil des Stäbchenaussengliedes von dem peripheren etwas verschieden ist (s. hierüber Schwalbe 1874).

Chemische Natur der Stäbchenaussenglieder. Sehpurpur. Stäbchenmyeloid. Die Tropfenbildung, die die Stäbchenaussenglieder bei Wasserzusatz zeigen, ist nicht die einzige Eigenschaft, die die Aussengliedersubstanz mit dem Myelin oder Nervenmark gemein hat, auch andere Aehnlichkeiten kommen hinzu, so eine ähnliche Färbbarkeit (grünbraun bis grünschwarz) in Osmiumsäure (Schultze und Rudneff 1865). Kühne (1879) bezeichnet die Substanz daher als Myeloid, womit aber nicht ein einfacher chemischer Körper, sondern eine Mischung verschiedener Substanzen, die in bestimmter Weise reagirt, bezeichnet werden soll. Sowohl die Scheiben wie die Zwischenglieder enthalten Myeloid. Die Aussenglieder des Frosches sind nicht alle gleich myeloidhaltig; vielmehr sind einzelne in ganzer Ausdehnung, andere partiell arm daran. Dies zeigt sich an Präparaten abgeschüttelter Aussenglieder, die lange in grossem Ueberschuss von einprocentiger Osmiumsäure gelegen haben: neben den grünbraunen oder grünschwarzen (myeloidreichen) finden sich stets solche von auffallend blasser Farbe, viele von partieller Olivenfärbung.

Sehpurpur (Rhodopsin). Eine wichtige Besonderheit der rothen Stäbchen ist der Gehalt ihrer Aussenglieder an Sehpurpur. An den Stäbchen des Frosches ist dieser für die Theorie des Sehprocesses so bedeutungsvolle Stoff zuerst gefunden worden, und der Frosch hat auch bei Weitem am häufigsten das

Fig. 208.



Retina vom Frosche, A. von hinten, B. von vorn gesehen. Nach W. Kühne. Das Präparat entspricht einem centralen Netzhauttheile.

A. *a* rothe, *b* grüne Stäbchen. Die Zwischenräume sind pigmentfrei, aber sehr dunkel; Zapfen sind darin wegen der Einstellung auf das hintere Stäbchenende nicht zu sehen; die grünen Stäbchen ragen immer etwas weiter nach hinten als die rothen. *d* Stäbchen mit flachen scheibenförmigen Auflagerungen oder im Aufblättern begriffen (die Linien entsprechen nicht ganz dem natürlichen Verhalten). *e* kuglige myelinartige Körper.

B. *a* rothe Stäbchen, *b* kleine lichte Kreise, den Innengliedern der grünen Stäbchen entsprechend. *c* Zapfen, ohne Färbung, aber im (von hinten) durchfallenden Licht dunkel. Unter den grösseren dunkeln Mosaikstücken entsprechen einige auch Stäbchen (links unten), deren Aussenglieder im Präparate schief stehen.

Material zu seiner weiteren Untersuchung hergeben müssen. Der Sehpurpur kommt nur in den Aussengliedern der rothen Stäbchen vor; seine wichtigste Eigenschaft ist seine rasche Bleichung im Lichte. Ans Tageslicht gebracht, verwandelt die frisch dem Auge entnommene Netzhaut ihre Farbe entweder allmählich in rötheren Purpur, reines Roth, Orange, Gelb und Chamois um, ehe sie vollkommen farblos wird, oder sie geht mit einem Schlage durch blasses Lila zur Farblosigkeit über. Die rasche Zerstörung der Farbe im Licht bedingt besondere Vorsichtsmaassregeln bei der Untersuchung der frischen Retina: wie Kühne gezeigt hat, erhält sich der Sehpurpur beim Schein der Natronflamme sehr lange. Das intra vitam durch die Belichtung zerstörte Rhodopsin stellt sich unter dem Einfluss des Pigmentepitheles wieder her. (Das Retinaepithel ist „eine purpurerzeugende Drüse", Kühne, 1878.) Die Regeneration vollzieht sich auch noch im exstirpirten Bulbus. Am lebenden Auge ist mit dem Ophthalmoskop von dem Sehpurpur Nichts zu sehen, der Augenhintergrund erscheint sowohl bei Licht- wie bei Dunkelfröschen bläulichgrau; der Grund hierfür ist noch nicht mit Sicherheit anzugeben (Boll, 1877).

Schon 1851 machte H. Müller die Bemerkung, dass die Stäbchen der Frösche an sich selbst etwas röthlich erscheinen. Ebenso beobachtete Leydig (1857) den rothen Atlasschiller der frischen Froschretina wie überhaupt der

Stäbchen der Amphibien; M. Schultze bestätigte 1866 die rothe Farbe der Stäbchen beim Frosch und fand sie auch bei der Ratte und der Eule. Zur Beachtung kam die Thatsache aber erst durch Boll (1876), dessen epochemachende Entdeckung vor Allen von Kühne ausgebaut wurde. Für Boll, Kühne und die zahlreichen anderen Forscher über den Gegenstand ist immer der Frosch das am meisten verwendete Thier gewesen, so dass über dessen Sehpurpur, seine chemischen und physikalischen Eigenschaften, die Bedingungen seiner Zerstörung und Regeneration u. s. w. sehr Vieles bekannt ist (s. die Arbeiten von Boll, Kühne, Ewald und Kühne, besonders die Darstellung Kühne's in Hermann's Handbuch der Physiologie).

Innenglied. Das Innenglied der rothen Stäbchen ist kurz, gedrungen, im Allgemeinen cylindrisch, etwa so dick wie das Aussenglied; es geht nach innen hin in den Theil der Sehzelle über, der den Kern enthält, während es von dem Aussenglied, wie schon erwähnt, durch eine dünne Schicht einer besonderen Substanz scharf abgesetzt ist. In ganz frischem Zustande ist das Innenglied blass, nahezu homogen oder äusserst feinkörnig. Auch die Oberfläche des Innengliedes zeigt eine feine Längsstreifung, über deren Bedeutung zwei Ansichten einander gegenüberstehen. Nach der einen (Merkel, 1870) sind auch die Längsstreifen des Innengliedes bedingt durch feine Rinnen der Oberfläche, und diese wieder die directe Fortsetzung der Rinnen an den Aussengliedern, also auch bedingt durch die Fortsätze der Pigmentzellen, die sich bis zur *Membrana limitans externa* erstrecken. Dagegen fasst M. Schultze diese Längsstreifung der Innenglieder auf als hervorgebracht durch Fasern, die von der *Membrana limitans externa* ausgehen und die Innenglieder umgeben: Faserkörbe. Schwalbe schliesst sich der Schultze'schen Auffassung an.

Das Innenglied besitzt wohl keine eigene Membran; doch setzt sich von seiner Rindenschicht eine dünne scheidenförmige Fortsetzung auf das innere Ende des Aussengliedes fort und wird der Grund für die schon erwähnte grössere Resistenzfähigkeit desselben (Merkel, Schwalbe).

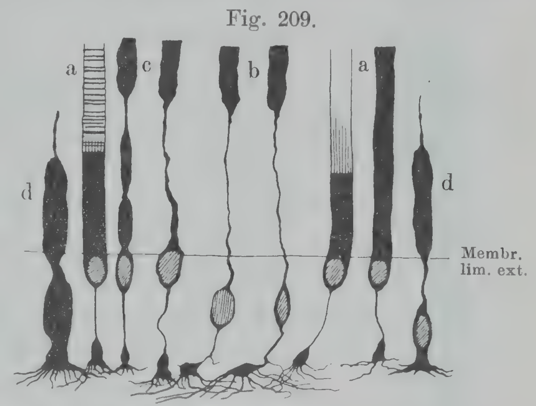
Das Innenglied enthält in seinem Inneren den sogenannten linsenförmigen Körper oder das Stäbchenellipsoid. Dasselbe stellt einen planconvexen Körper dar, der mit seiner planen Oberfläche der Trennungsschicht zwischen Innen- und Aussenglied anliegt, und mit seiner Convexität in das Innenglied hineinragt. Es nimmt fast die ganze Breite des Innengliedes ein. In frischem Zustande ist das Ellipsoid homogen, stärker lichtbrechend als der übrige Theil des Innengliedes; sehr bald erscheint es jedoch körnig getrübt. In Osmiumsäure färbt es sich mehr oder minder bräunlich, bei nach-

träglicher Fuchsinfärbung wird es tiefroth, während das übrige Innenglied nur blassroth wird (C. K. Hoffmann).

Dass der sogenannte Ritter'sche Axenfaden, der sich durch das ganze Innenglied hindurch erstrecken sollte, nicht existirt, sondern ein Kunstproduct ist, wurde schon erwähnt (S. 822).

Stäbchenkorn und Stäbchenfaser. Das Innenglied des Stäbchens geht durch die *Membrana limitans externa* hindurch allmählich in das Stäbchenkorn, d. h. den kernführenden Theil der Sehzelle über, der in der äusseren Reihe der äusseren Körnerschicht gelagert ist. Der Kern nimmt das Stäbchenkorn fast ganz ein; nur eine dünne protoplasmatische Schicht überzieht ihn. Unterhalb des Kornes läuft dann die Stäbchenzelle in eine dünne Faser, die Stäbchenfaser, aus; diese zeigt an der äusseren Grenze der äusseren reticulären Schicht eine conische Anschwellung, von deren abgeplatteter nach unten gekehrter Basis einige kurze divergirende Fäserchen entspringen. Sie endigen frei in der äusseren Zone der äusseren reticulären Schicht (Ramón y Cajal).

Fig. 209.



Sehzellen, durch Chromsilber gefärbt. Nach Ramón y Cajal. *a* Rothe Stäbchen. *b* Grüne Stäbchen. *c* Abart der grünen St. (Kern an der Membr. lim. ext.). *d* Zapfen.

Contractilität der Stäbchen.

Nach Hornbostel (s. die Arbeit von Ewald und Kühne, 1878), Gradenigo, Angelucci haben die Stäbchen die Fähigkeit, sich unter dem Einflusse des Lichtes zu verkürzen, wobei sie zugleich breiter werden. An den Veränderungen sind sowohl die Innenglieder wie die Aussenglieder betheiligt, das Ellipsoid bleibt unverändert. Das Maass der Veränderung ist gering und kommt dem an den Zapfen bei Weitem nicht gleich. Durch die Verdickung der Stäbchen werden die Zwischenräume zwischen ihnen etwas enger; daher haften jetzt die Fortsätze der Pigmentzellen fester in der Stäbchenschicht. In Dunkelheit quellen die Stäbchen wieder ab. Wärme wirkt ebenso wie Licht.

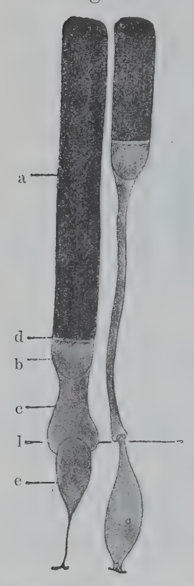
Zwillingsstäbchen.

Ramón y Cajal beschreibt in der Retina des Frosches Zwillingsstäbchen, d. h. zwei Stäbchen, deren Aussenglieder, Innenglieder und Körner sich innig an einander lagern, während die Fasern getrennt weiter ziehen und endigen.

β) Stäbchensehzellen mit grünen Stäbchen (Keulenförmige Sehzellen, W. Müller).

Diese (Figg. 205, 209, 210) unterscheiden sich von den Zellen mit rothen Stäbchen einerseits durch die Form, andererseits durch die Farbe der Stäbchen. Wie ihr Entdecker Schwalbe (1874) zuerst beschreibt, sind ihre Aussenglieder (die auch die Längsstreifung zeigen) nur halb so lang als die der rothen Stäbchen, ohne dass ihre Breite eine merklich geringere wäre (34,4 μ lang, 6,125 μ breit), und dazu kommt eine gänzlich abweichende Form des Innengliedes: dasselbe ist fadenförmig und besitzt nur an der Grenze des Aussengliedes eine kegelförmige Anschwellung. In dieser Partie liegt, wie bei den rothen Stäbchen, ein plan-convexer linsenförmiger Körper (Ellipsoid). Das dünne Innenglied tritt durch die *Membrana limitans externa* hindurch und geht dann in ein Stäbchenkorn über, das nicht unmittelbar unter der genannten Membran, sondern in der tieferen Lage der äusseren Körnerschicht liegt (C. K. Hoffmann). Ramón y Cajal bestätigt dies neuerdings und hebt zudem hervor, dass die Körner der grünen (keulenförmigen) Stäbchen meist schräg liegen, und dass der untere Theil der Faser, der die schräge Richtung fortsetzt, mit einer fast horizontal gerichteten conischen Anschwellung endigt, von deren Basis und Seiten Endfädchen ausgehen. In einzelnen Fällen fehlt der conische Fuss; die absteigende Faser biegt nur um, verdünnt sich mehr und mehr und hört schliesslich nach mehrmaligen Verzweigungen auf.

Fig. 210.



Rothes (links) und grünes (rechts) Stäbchen v. Frosch. Nach R. Greeff, Härtung in Osmiumsäure, Zupfpräparat. Vergr. 1000:1. *a* Aussenglied, *b* Ellipsoid, *c* Innenglied, *d* Zwischenscheibe zwischen Aussen- und Innenglied, *e* Stäbchenkorn mit Faser, *l* Membrana limitans externa.

Ein zweites Charakteristicum der geschilderten Stäbchen ist ihre Farbe: ihre Aussenglieder sind, frisch und mit entsprechenden Cautelen untersucht, nicht roth, sondern grün (Fig. 208); sie enthalten nach W. Krause eine Modification des Sehpurpurs, nämlich Sehgrün (Chloanopsin).

Die grünen Stäbchen ragen nach Kühne weiter in das Pigmentepithel hinein als die rothen; durch Licht werden sie langsamer gebleicht als diese.

W. Krause bestimmte an den grünen Stäbchen von Dunkelfröschen (*R. fusca* von 8 cm Länge) folgende Maasse:

	Länge mm	Breite mm
Ganzes Stäbchen	0,081	—
Aussenglied	0,0345	0,006
Innenglied	0,0465	0,001
Ellipsoid	0,01	0,006

(Siehe die Maasse der rothen Stäbchen auf S. 820.)

Das Zahlenverhältniss der grünen Stäbchen zu den rothen wird verschieden angegeben und scheint besonders in den einzelnen Regionen der Netzhaut nicht gleich zu sein. Nach W. Krause, der die darüber vorliegenden Angaben zusammengestellt und mit den Ergebnissen eigener Untersuchungen verglichen hat, scheint die Zahl der grünen Stäbchen in der Gegend der *Area centralis retinae* grösser zu sein als anderwärts. Jedenfalls ist überall die Zahl der grünen erheblich kleiner als die der rothen. In der Area findet Krause als durchschnittliches Verhältniss der grünen zu den rothen Stäbchen 1 g : 4,8 r. Dieses Verhältniss entspricht etwa dem, das die Abbildungen von Kühne zeigen, wodurch es wahrscheinlich wird, dass auch diese Abbildungen der Area entstammen. An den übrigen Gegenden der Retina ist das durchschnittliche Verhältniss nach W. Krause: 1 g : 14 r.

Die grünen Stäbchen wurden, wie bemerkt, zuerst von Schwalbe als Stäbchen mit besonderer Form erkannt, sind aber schon von früheren Autoren gesehen und auch abgebildet worden. So hat Schwalbe darauf aufmerksam gemacht, dass einige der Bilder, die von Ritter (1859), Manz (1861), Schiess (1863) zu Gunsten einer präformirten Axenfaser gedeutet wurden, wohl grüne Stäbchen mit fadenförmigem Innengliede betreffen. Das Vorkommen von grün gefärbten Stäbchen neben den rothen fiel zuerst Boll (1876) beim Frosch auf und wurde von Kühne (1878) bestätigt, der sie geradezu grasgrün nennt. Ewald und Kühne stellten auch ihre Identität mit den von Schwalbe entdeckten Stäbchen mit kurzem Aussenglied und fadenförmigem Innenglied fest.

Als besondere Abart der grünen Stäbchenzellen hat Ramón y Cajal neuerdings Elemente beschrieben mit stärkerem Innenglied, das an der Verbindungsstelle mit dem Aussenglied merklich verjüngt ist, mit einem Kern, der, wie bei den rothen Stäbchenzellen, in unmittelbarer Berührung mit der *Membrana limitans externa* liegt, und mit einem Fussende, das dem der rothen Zellen gleicht (Fig. 209 c).

b. Zapfensehzellen.

b. Zapfensehzellen.

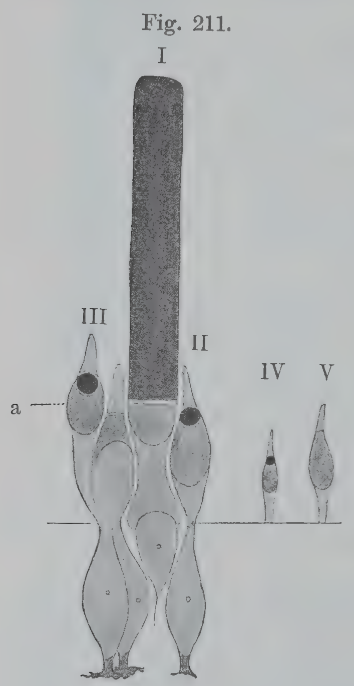
Die Zapfensehzellen treten an Zahl und Grösse gegenüber den Stäbchensehzellen erheblich zurück. Nach Chievitz beträgt das Zahlenverhältniss der Stäbchen zu den Zapfen:

Peripher in der oberen Retinahälfte . . . . = 3 : 1
In der oberen Retinahälfte etwas über der Area . . . . = 3,5 : 1
In der Mitte der Area . . . . = 2,4 : 1
In der Mitte der unteren Retinahälfte . . . . = 4 : 1
es kommt also durchschnittlich ein Zapfen auf etwa drei Stäbchen.

Auch an den Zapfensehzellen werden unterschieden: der eigentliche Zapfen und die Zapfenfaser, in deren Verlauf sich eine kernhaltige Anschwellung, das Zapfenkorn, findet.

Die Zapfen selbst sind bei Lichtfröschen erheblich kleiner als die Stäbchen, lassen aber wie diese ein Aussenglied und ein Innenglied unterscheiden (Fig. 211). Das Aussenglied ist kurz, conisch gestaltet, am Ende zugespitzt, und besitzt wie das Aussenglied der Stäbchen die Neigung, in Plättchen zu zerfallen. Diese ist sogar grösser als bei den Stäbchen, wie überhaupt die Aussenglieder der Zapfen viel vergänglicher sind als die der Stäbchen. Das Innenglied ist bei Lichtfröschen dick und cylindrisch, und sitzt scheinbar breit der *Membrana limitans externa* auf; thatsächlich geht es durch dieselbe hindurch in einen etwas verjüngten Abschnitt des Zapfens, die Zapfenfaser über, die in der äusseren Lage der äusseren Körnerschicht zu dem kernhaltigen Zapfenkorn anschwillt. Auch in den Innengliedern der Zapfen findet sich, ebenso wie in denen der Stäbchen, hart an der Grenze des Aussengliedes ein sogenannter linsenförmiger Körper oder ein Zapfenellipsoid, von elliptischer Gestalt und ziemlich starkem Lichtbrechungsvermögen. Er nimmt fast die ganze Breite des Innengliedes ein und erhält nur einen sehr dünnen Ueberzug von einer mehr protoplasmatischen Substanz, wie sie auch den ganzen übrigen Theil des Innengliedes, innen von dem Ellipsoid bildet. Dieser protoplasmatische Antheil des Innengliedes besitzt, wie

Fig. 211.



Sehzellen der stark belichteten Froschnetzhaut. Nach R. Greeff.
I Rothes Stäbchen. II Einfacher Zapfen mit Oelkugel. III Doppelzapfen; nur der Hauptzapfen *a* besitzt eine Oelkugel. IV Kleiner einfacher Zapfen mit Oelkugel. V Einfacher Zapfen ohne Oelkugel.

van Genderen Stort zuerst gezeigt hat, wenigstens bei den meisten Zapfen, die Fähigkeit, sich bei Licht zu contrahiren und bei Dunkelheit auszudehnen. Wegen dieser Eigenschaft kann er nach Engelmann's Vorschlag als Zapfenmyoid bezeichnet werden. Er wird also bei Dunkelfröschen eine ganz andere Form und andere Dimensionen zeigen als bei Lichtfröschen.

Ausser dem Zapfenellipsoid enthalten einige Zapfen, doch nicht alle, in ihrem Innenglied noch einen stark lichtbrechenden, farblosen oder gelblichen Fetttropfen, oberhalb des Ellipsoides, das durch ihn eine Delle erhält.

Die dünne Zapfenfaser geht, wie gesagt, in das Zapfenkorn über, dem der Kern eingelagert ist. Unterhalb des Kornes setzt sich die Faser nur noch als sehr kurzer, breiter Stiel fort, der sich bald zu einem abgeplatteten Fussstück verbreitert. Von diesem gehen eine Anzahl kurzer Aestchen ab, die in der mittleren Zone der äusseren reticulären Schicht frei endigen (Ramon y Cajal).

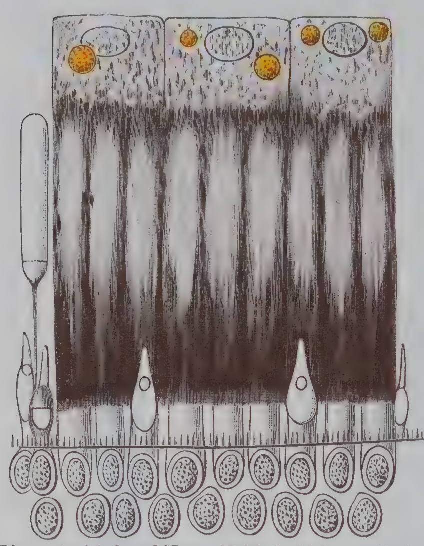
Die meisten Zapfen sind einfach, doch kommen auch beim Frosch häufig sogenannte Doppelzapfen vor, die durch zwei mit einander verschmolzene Zapfen gebildet werden.

Das Vorhandensein oder Fehlen der oben geschilderten Besonderheiten der Zapfen gestattet eine Unterscheidung von mindestens drei Arten von Zapfen (M. Schultze, 1866), verschieden durch Bau, Grösse, Lage und Contractilität; van Genderen Stort (1887) hält aus einander: 1. bewegliche Kugelzapfen, 2. kleinere, kugelfreie, bewegliche Zapfen, 3. unbewegliche, kugelfreie Zapfen, die gewöhnlich mit einem beweglichen Kugelzapfen zusammen einen Doppelzapfen bilden.

1. Bewegliche Kugelzapfen. (Einfache Zapfen mit Oeltropfen.) Diese bilden die Mehrzahl der Zapfen. Aussenglied, Ellipsoid und Oeltropfen verhalten sich wie oben beschrieben. Die Zapfen sitzen (van Genderen Stort) bei Lichtfröschen sowohl im peripheren wie im centralen Theile der Retina mit breiter Basis auf der *Membrana limitans externa*. Das contrahirte Innenglied ist bauchig-flaschen-förmig und sitzt zwischen den Innengliedern der Stäbchen derart, dass die Fettkugel meist etwas unterhalb der Grenze der Stäbchen-Innen- und Aussenglieder zu liegen kommt. Das Aussenglied ragt, dicht umhüllt vom Pigment, zwischen die Stäbchenaussenglieder hinein. Das Zapfenmyoid, das am Ellipsoid breit anfängt, verjüngt sich gegen die *Membrana limitans* hin und geht unterhalb derselben wieder verbreitert in das Zapfenkorn über. Die Länge dieser Zapfen ist im centralen Theil der Retina etwas geringer als im peripheren Theil. van Genderen Stort fand im centralen Retinagebiet als Durchschnittszahl für die Gesammtlänge 19,75 μ, wovon 3,91 μ auf das Aussenglied und 15,84 μ auf das Innenglied (bis zur *Membrana lim. ext.*) kommen, bei einer Länge des Ellipsoides von 9,40 μ und einer Breite desselben von 5,28 μ. Im peripheren Retinagebiet betrug

die Gesammtlänge etwa 22,93 μ; das Aussenglied 8,58; das Innenglied 14,35 μ; das Ellipsoid war 9,57 μ lang und 5,44 μ breit. Diese Maasse stimmen im Allgemeinen mit denen überein, die frühere Autoren von den Zapfen des Frosches gaben (Länge: 0,02 bis 0,028 mm, grösste Breite 0,005 mm, H. Müller; Länge: 20 μ, Breite 5 μ, Schwalbe); es geht daraus hervor, dass diese Maasse sich auf contrahirte Kugelzapfen beziehen.

Fig. 212.



Pigmentepithel und Neuro-Epithelschicht der Retina einer Rana esculenta nach fünfstündigem Verweilen im Tageslichte. 600 Mal vergr. Nach van Genderen Stort.

Körniges Pigment in den Pigment-Epithelzellen; an der Stelle, wo die abgerundeten Gipfel der Stäbchenaussenglieder die Zellkörper erreichen, sind in diesen noch einige Pigmentnadeln zurückgeblieben, die Mehrheit derselben ist in den Fortsätzen der Zellen centripetal gewandert und hat sich besonders dicht über der Grenze der Stäbchen-Innen- und Aussenglieder angehäuft.

Die Zapfen sitzen mit dickem und kurzem Myoid auf der Membrana limitans externa. Sichtbar sind: in der Mitte zwei Kugelzapfen, rechts ein kugelfreies Zäpfchen, links ein Doppelzapfen mit contrahirtem Hauptzapfen, sowie ein grünes Stäbchen.

Ein ganz anderes Verhalten zeigen diese Zapfen bei Dunkelfröschen. Hier ist das Myoid ein langer und dünner Faden, der in gerader Linie zwischen den Stäbchen-Innen- und -Aussengliedern verläuft und sich mit conischer Verbreiterung einerseits auf das Ellipsoid, andererseits auf das unter der *Membrana limitans externa* liegende Zapfenkorn fortsetzt. Von der *Membrana limitans externa* an können die Myoide in maximo eine Länge von mehr als 50 μ erreichen. In solchen Fällen pflegen dann die Aussenglieder der Zapfen über die Gipfel der Stäbchen empor zu ragen und die Unterfläche der Pigmentzellkörper zu berühren. Meist sind sie allerdings weniger weit nach aussen gerückt, und die Grenzen der Innen- und Aussenglieder liegen ungefähr in der Höhe des mittelsten Drittels der Stäbchenlänge (Fig. 213). Form und Dimensionen der Ellipsoide wie der Aussenglieder erleiden auch bei maximaler Verlängerung der Myoide keine entsprechenden Veränderungen, höchstens lassen sich mikrometrisch einige geringe Aenderungen nachweisen. Die durchschnittliche Gesammtlänge eines stark verlängerten Zapfens im centralen Gebiet der Retina beträgt nach van Genderen Stort 50,98 μ, die des Aussengliedes 8,91 μ, die des Innengliedes 42,07 μ, die Länge des Ellipsoides 10,89 μ, die Breite desselben 4,62 μ (diese Formveränderung des Ellipsoides ist wahrscheinlich eine bloss passiv bedingte). Im peripheren Retinagebiet betrug die durchschnittliche Gesammtlänge 42,96 μ, wovon 10,72 μ auf das Aussenglied und 32,24 μ auf das Innenglied kamen; das Ellipsoid besass eine Länge von 10,72 μ bei einer Breite von 4,62 μ.

2. Bewegliche kugelfreie Zapfen. (Einfache Zapfen ohne Oeltropfen.)

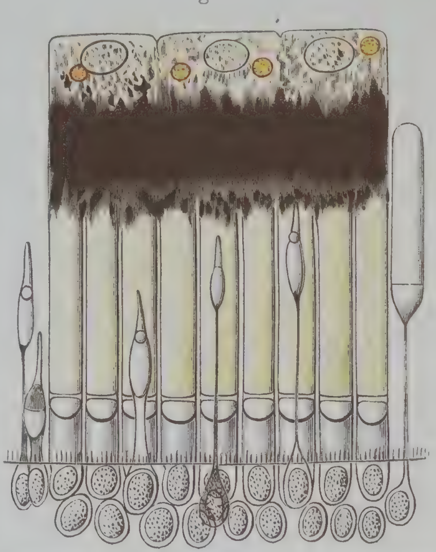
Die Zapfen dieser Art sind bedeutend kleiner und schmaler als die vorhergehenden (daher nennt Engelmann sie Zäpfchen) und viel geringer an Zahl, kommen aber sowohl in den centralen wie in den peripheren Theilen der Netzhaut vor. Im Bau gleichen sie den Kugelzapfen, abgesehen davon, dass ihnen die Fettkugel fehlt. Bei Lichtfröschen ragt ihr Aussenglied zwischen die Anfänge der

Stäbchenaussenglieder hinein, bei Dunkelfröschen rückt es weiter gegen das Pigmentepithel, jedoch nicht so weit wie das der Kugelzapfen (Fig. 213). Die Gesammtlänge eines Zäpfchens bei *Ranae esculentae*, die 24 Stunden im Dunkeln verweilt hatten, betrug (van Genderen Stort) etwa 34,57 μ, wovon 9,57 μ auf das Aussenglied kamen; die Länge des Myoides kann 25 μ übersteigen.

3. Doppelzapfen (Figg. 212 bis 214).

Doppelzapfen kommen in grosser Zahl über die Netzhaut verbreitet vor; sie bestehen aus zwei Zapfen, die mit ihren Innengliedern zusammenhängen. Die beiden Zapfen sind nicht gleich, sondern in Bau und Eigenschaften verschieden (M. Schultze, 1866). Der eine (Hauptzapfen) ist ein beweglicher Kugelzapfen, dessen Fettkugel, wenn das Myoid contrahirt ist (bei Lichtfröschen), über der Grenze der Stäbchen-Innen- und -Aussenglieder liegt. Unterhalb des Ellipsoids verjüngt sich das Innenglied zu einem auch bei Lichtfröschen dünnen Stiel, der über der *Membrana limitans externa* mit dem dicken Innenglied des Nebenzapfens zusammenhängt. Der Nebenzapfen ist kugelfrei und unbeweglich; seine durchschnittliche Länge und Breite beim Dunkelfrosch sind also die gleichen wie beim Lichtfrosch. Auch bei Lichtfröschen ist er noch etwas kleiner als der Hauptzapfen; sein Innenglied ist dickbauchig, dicker als das des Hauptzapfens, und sitzt mit verjüngter, aber immer noch sehr breiter Basis der *Membrana limitans* auf. Der Nebenzapfen besitzt keinen Fetttropfen und kein Ellipsoid, jedoch in seinem inneren Abschnitt ein eigenthümliches, von M. Schultze entdecktes Körperchen, das etwa birnförmig gestaltet ist und seine flachere Convexität (Basis) chorioidealwärts, seine Kuppe vitrealwärts kehrt. Krause nennt es (1876) Paraboloid; es ist weit glänzender als die Ellipsoide und fast ganz homogen. Durch Osmiumsäure oder Carmin wird es nicht tingirt. Die Entfernung von der äusseren Fläche dieses Körpers bis zur *Membrana limitans externa* beträgt in allen Retinagebieten 10 bis 11,5 μ, die Breite des Innengliedes 6,6 μ (van Genderen Stort).

Fig. 213.



Pigmentepithel und Neuro-Epithelschicht der Retina einer Rana esculenta, die 48 Stunden im absoluten Dunkel verweilt hatte. 600 Mal vergr. Nach van Genderen Stort.

In den drei hellgelb gefärbten Zellen des Pigmentepithels erkennt man die grossen Kerne, daneben die hochgelben Lipochrinkugeln und etwas körniges Pigment. Die krystallinischen Pigmentnadeln sind angehäuft in den Zellbasen und in den äusseren Theilen der Fortsätze um die Gipfel der Stäbchen, die dadurch grossentheils verdeckt werden.

Die Stäbchenaussenglieder sind gelb gefärbt und von den Innengliedern scharf getrennt. In diesen die Ellipsoide. Rechts ein grünes (keulenförmiges) Stäbchen. Zwei Kugelzapfen, der eine mit langen fadenförmigen, der andere mit mehr zusammengezogenem und dickem Myoid, ein kugelfreies Zäpfchen mit gestrecktem Myoid, sowie (links) ein Doppelzapfen, dessen Hauptzapfen mässig verlängert ist, sind sichtbar. Von der Membrana limitans steigen Fasern (Faserkörbe) auf.

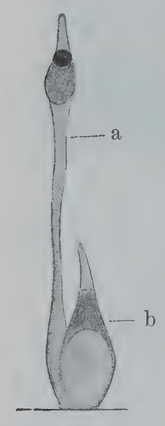
Jeder der beiden Zapfen besitzt in der inneren Körnerschicht sein eigenes Korn und läuft in eine besondere Faser aus (C. K. Hoffmann). Gelegentlich hängen die beiden Körner, besonders an ihrem äusseren Ende, zusammen (Doppel-

körner, Hoffmann); es gehen aber auch dann zwei Fasern von einem solchen Korn ab.

Bewegungserscheinungen der Zapfen.

Die Fähigkeit der Zapfeninnenglieder, sich zu verkürzen und wieder zu verlängern, ist zuerst von van Genderen Stort beobachtet worden; die erste Mittheilung darüber machte Engelmann (1885). Aus den verschiedenen darüber bekannt gewordenen Thatsachen sind noch einige von allgemeinem Interesse.

Fig. 214.



Doppelzapfen vom Dunkelfrosch (wie Fig. 206), nach R. Greeff. *a* Hauptzapfen mit stark ausgezogenem Myoid. *b* Nebenzapfen.

Zunächst kommt in Frage das Verhalten der Zapfen zu dem Pigmentepithel und seinen Fortsätzen. Dasselbe kann sich je nach dem Zustand des Pigmentes und der Zapfen verschieden gestalten (Figg. 212, 213). Im Allgemeinen geht die Verkürzung der Zapfen (bei Belichtung) Hand in Hand mit Innenstellung des Pigmentes, während die Zapfenverlängerung (in der Dunkelheit) zusammenfällt mit Pigmentaussenstellung, doch giebt es Bedingungen, unter denen die Zapfen sich maximal verkürzen, ohne dass das Pigment sich aus der Dunkelstellung entfernt und umgekehrt. Ist das Pigment maximal retrahirt, und sind die Zapfen maximal gestreckt, so umhüllt das Pigment das obere Drittel der Stäbchen und zugleich die bis in dies Gebiet vorgerückten Zapfenaussenglieder, ja selbst das Zapfenellipsoid. Gewöhnlich kommt jedoch dieser höchste Grad von Zapfenstreckung nicht vor, so dass bei maximaler Pigmentconcentration die Zapfenaussenglieder das Pigment nur eben oder gar nicht berühren (Fig. 213). Dagegen werden bei maximaler Pigmentexpansion und Zapfencontraction die Zapfen dermaassen umhüllt, dass sie schwer wahrzunehmen sind.

Die Geschwindigkeit, mit der die Bewegung der Zapfen erfolgt, ist sehr beträchtlich: schon mehrere Minuten nach Einwirkung hellen Tageslichtes können die vorher maximal gestreckten Zapfen maximal contrahirt sein; die Streckung nach plötzlicher Verdunkelung scheint dagegen langsamer zu verlaufen (Engelmann).

Durch Versuche wurde es sehr wahrscheinlich gemacht, dass die contractile protoplasmatische Substanz der Innenglieder der Ort der primären Reizung ist; der Gedanke, dass das in den farbigen Kugeln der Zapfen absorbirte Licht die Quelle des Reizes sei, wird schon dadurch widerlegt, dass auch die kugelfreien Zäpfchen die Bewegungen zeigen. Wie die Bewegungen des Pigmentes des Retinaepitheles, so stehen auch die Bewegungen der Zapfen unter dem Einfluss des Nervensystems; auch an den Zapfen beobachtete Engelmann das Phänomen einer reflectorischen Erregbarkeit vom anderen Auge aus, das mit den daran geknüpften Schlussfolgerungen schon oben (S. 815) zur Sprache kam.

Aeussere Körnerschicht.

Die äussere Körnerschicht ist dünn und besteht an den meisten Stellen aus zwei Reihen von Körnern; an der *Area centralis* liegen drei Reihen über einander, an der Netzhautperipherie besteht nur eine Kornreihe (S. 818). Die Körner sind einerseits die kernhaltigen Partien der Sehzellen, andererseits versprengte bi-

polare Zellen. Die beiderlei Elemente liegen in Fächern, die von lamellösen Fortsätzen der Radialfasern gebildet werden, und sind dadurch von einander getrennt. Die Radialfasern durchsetzen die Schicht, in der ausserdem noch die Stäbchen- und Zapfenfasern nach abwärts verlaufen, während die sogenannten Landolt'schen Keulen in ihr aufsteigen (s. bipolare Zellen der äusseren und inneren Körnerschicht).

Die Körner der rothen Stäbchenzellen nehmen die äusserste Reihe der Schicht ein und liegen in den grossen Oeffnungen der *Membrana limitans externa*.

Die Körner der grünen Stäbchenzellen liegen nach Ramón y Cajal in der zweiten Reihe (schräg gelagert); nur die der besonderen von Ramón y Cajal beschriebenen Abart liegen auch in der ersten Reihe.

Die Körner der Zapfensehzellen liegen in der inneren Reihe der Schicht.

Versprengte bipolare Zellen.

Dies sind kleine, nicht sehr zahlreich vorhandene Zellen, die unmittelbar aussen von der äusseren reticulären Schicht liegen (Fig. 216e). Eine jede besitzt nach Ramón y Cajal zwei Fortsätze, einen aufsteigenden und einen absteigenden. Der aufsteigende Fortsatz dringt durch die äussere Körnerschicht hindurch und endet frei mit einer Verdickung im Niveau der *Membrana limitans externa*, verhält sich also wie eine sogenannte Landolt'sche Keule (s. bipolare Zellen der inneren Körnerschicht). Der absteigende Fortsatz ist dicker; er giebt, gleich nach seinem Abgang von der Zelle, einige verästelte Zweige ab, die sich in der äusseren reticulären Schicht verzweigen, und durchsetzt dann im verticalen Verlaufe die innere Körnerschicht, um in der Mitte der inneren reticulären Schicht mittelst einer horizontalen varicösen Endarborisation zu endigen. Manchmal giebt er einige Collateralen ab, die sich in die oberen Zonen der inneren reticulären Schicht begeben.

Die versprengten bipolaren Zellen sind schon früher unter anderen Namen beschrieben worden. W. Krause bezeichnete sie als Ersatzzellen, W. Müller als Fulcrumzellen der Sehzellenschicht, Ranvier als *cellules basales externes*, Schiefferdecker als äussere concentrische Stützzellen; Dogiel beschrieb sie bei Ganoiden als subepitheliale Zellen und erkannte richtig ihre Natur und ihr Verhalten (1888).

Gehirnschicht der Retina. Aeussere reticuläre Schicht.

Gehirnschicht der Retina.

Aeussere reticuläre Schicht.

(Aeussere granulirte Schicht, Zwischenkörnerschicht, äussere plexiforme Schicht.)

Die äussere reticuläre Schicht, die sehr dünn ist, enthält die Endigungen der Sehzellen und die Endverzweigungen verschiedener Nervenzellen, aber keine eigenen zelligen Elemente. Die Radialfasern sind im Bereich der Schicht fortsatzlos.

Die Basilarfortsätze der verschiedenen Arten von Sehzellen breiten sich nach Ramón y Cajal in besonderen Zonen der äusseren reticulären Schicht aus: einen äusseren Plexus bilden die Fibrillen, die von den Füssen der rothen Stäbchen abgehen, einen mittleren die Basilarfibrillen der Zapfen, einen inneren die Endfäden der grünen Stäbchen. Mit allen diesen Basilarfibrillen der verschiedenen Sehzellen treten obere Ausbreitungen von bipolaren Zellen (der inneren Körnerschicht) in Contactverbindung. Ferner liegen in der äusseren reticulären Schicht gewisse Verzweigungen der versprengten bipolaren Zellen (der äusseren Körnerschicht), sowie die Verzweigungen der horizontalen Zellen (der inneren Körnerschicht). Endlich kommen hierzu noch Verzweigungen von Fasern, deren Herkunft noch fraglich ist. Sie steigen aus der inneren Körner- oder inneren reticulären Schicht auf und endigen im unteren Theile der äusseren reticulären Schicht mit varicösen Verzweigungen. Vielleicht entstammt wenigstens ein Theil von ihnen parareticulär gelegenen Zellen (Ramón y Cajal).

Nach Ramón y Cajal handelt es sich bei allen diesen Verzweigungen um freie Endigungen, während von anderer Seite (Dogiel) ein wirkliches subepitheliales Nervennetz angenommen wird, das durch Anastomosirungen zwischen den einzelnen Verzweigungen zu Stande kommen soll.

Innere Körnerschicht.

Innere Körnerschicht.

Die innere Körnerschicht besteht aus kleinen, in mehreren Lagen angeordneten zelligen Elementen sehr verschiedener Natur. Ein sehr grosses Contingent stellen die kurzweg als Bipolare bezeichneten Zellen, die den mittleren, auch als *Ganglion retinae* benannten Theil der Schicht bilden. Eine äussere Grenzlage bilden die sogenannten **horizontalen Zellen**, eine innere die **parareticulären Zellen** (so benannt, weil sie an die innere reticuläre Schicht an-

grenzen), die noch verschiedene besondere Formen unterscheiden lassen. Alle diese bisher genannten Elemente sind nervöser Natur und liegen in Fächern, die von den lamellösen Fortsätzen der Radialfasern gebildet werden. Ausserdem enthält die innere Körnerschicht (meist in ihrem inneren Theil) noch die Kerne der Radialfasern. Als lediglich durchsetzende Elemente kommen die aufsteigenden Fasern unbekannter Herkunft in Betracht, die in der äusseren reticulären Schicht endigen (S. 834).

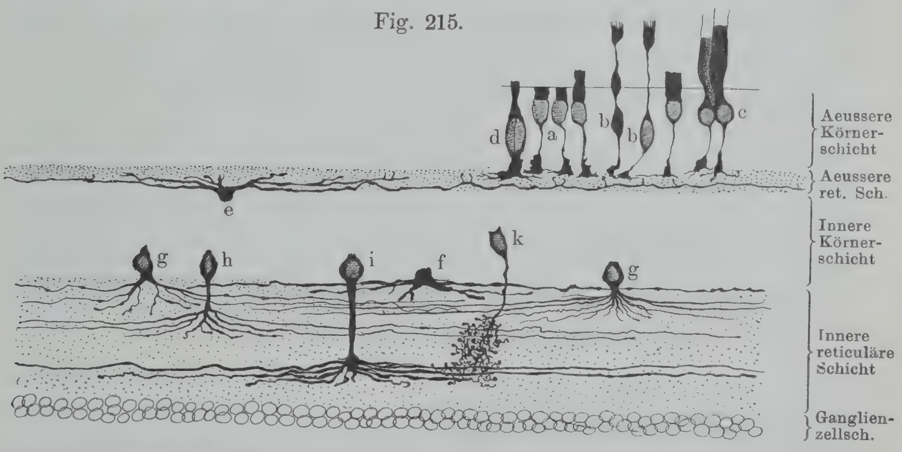
Die Zahl der einzelnen Körnerlagen ist nicht in allen Netzhautpartien gleich; sie beträgt nach Chievitz im oberen Netzhautgebiet zwischen *Ora optica* und *Area centralis* 4, in der Area 8 bis 9, in der Mitte zwischen Area und Opticus 6, in der Mitte der unteren Netzhauthälfte 3 bis 4. Die innere Körnerschicht ist also in der *Area centralis* bei Weitem am dicksten und zellreichsten.

Schicht der horizontalen Zellen (sternförmige Zellen, Dogiel).

Ramón y Cajal unterscheidet beim Frosch zwei Arten von horizontalen Zellen, die äusseren und die inneren.

Die äusseren horizontalen Zellen sind die kleinsten und liegen am oberflächlichsten, d. h. der äusseren reticulären Schicht

Fig. 215.



Elemente der äusseren und inneren Körnerschicht, mit Chromsilber imprägnirt. Theil einer Figur von Ramón y Cajal.
a Körner von rothen Stäbchen. *b* Körner von grünen Stäbchen. *c* Doppelstäbchen. *d* Zapfenkorn. *e* Aeussere horizontale Zelle mit sehr langem Fortsatz. *f* Amakrine Zelle, deren Fortsätze sich in der ersten Zone der inneren reticulären Schicht ausbreiten. *g* Amakrine Zellen für die zweite Zone der i. r. Sch. *h* Amakrine Zelle für die dritte Zone der i. r. Sch. *i* Amakrine Zelle für die vierte Zone der i. r. Schicht. *k* Diffuse amakrine Zelle.

unmittelbar an. Ihr dreieckiger oder halbmondförmiger Körper giebt eine Anzahl feine verzweigte und sehr lange Protoplasmafortsätze ab, die im Wesentlichen horizontal an der Grenze der äusseren reticulären Schicht verlaufen und dann in diese selbst mit ihren Verzwei-

gungen eintreten, sowie einen äusserst feinen und sehr langen Axencylinderfortsatz, der ebenfalls einen langen horizontalen Verlauf nimmt und von Strecke zu Strecke feine, kurze Seitenästchen abgiebt. Letztere treten in die äussere reticuläre Schicht und enden zwischen den Füssen der Sehzellen mit einer kleinen Anschwellung (Fig. 215 e). Auch der Stamm des Fortsatzes selbst endet mit zwei oder drei aufsteigenden varicösen Fäserchen in der äusseren reticulären Schicht.

Die inneren horizontalen Zellen liegen etwas tiefer als die äusseren, sind etwas grösser und haben meist kürzere Protoplasmafortsätze. Diese Fortsätze sind sehr zahlreich, treten in die äussere reticuläre Schicht und enden hier zwischen den Füssen der Sehzellen mit kleinen varicösen Endverzweigungen. Der Axencylinder geht von der Seite des Zellkörpers ab; sein Ende ist bisher unbekannt.

Die horizontalen Zellen sind nach Ramón y Cajal nervöser Natur und als Ganglienzellen mit sehr kurzem Axencylinder aufzufassen; letzterer endigt noch in der Retina selbst. Ihre Bedeutung ist noch unklar.

Von früheren Untersuchern wurden sie meist dem Stützgewebe zugezählt. Die äusseren horizontalen Zellen bilden in ihrer Gesammtheit die von W. Krause (1868) als *Membrana fenestrata* bezeichnete und zum Stützapparat der Retina gerechnete Lage; Ranvier bezeichnet sie als *Cellules basales interstitielles*, Schiefferdecker (1886) als mittlere concentrische Stützzellen. Die inneren horizontalen Zellen sind die Elemente der *Membrana perforata* von W. Krause, die tangentialen Fulcrumzellen von W. Müller, die *Cellules basales internes* von Ranvier und die inneren concentrischen Stützzellen von Schiefferdecker. A. Dogiel (1888) beschreibt nur eine Art horizontaler Zellen unter dem Namen sternförmige Zellen; an Methylenblaupräparaten findet er ihre äusseren Fortsätze unter den Sehzellenfüssen sich verfilzen und unter vielfacher Theilung und Anastomosenbildung ein subepitheliales nervöses Netz bilden. Ramón y Cajal konnte dieses Netz nicht bestätigen. Das Ende des inneren Fortsatzes der sternförmigen Zellen vermochte auch Dogiel nicht festzustellen.

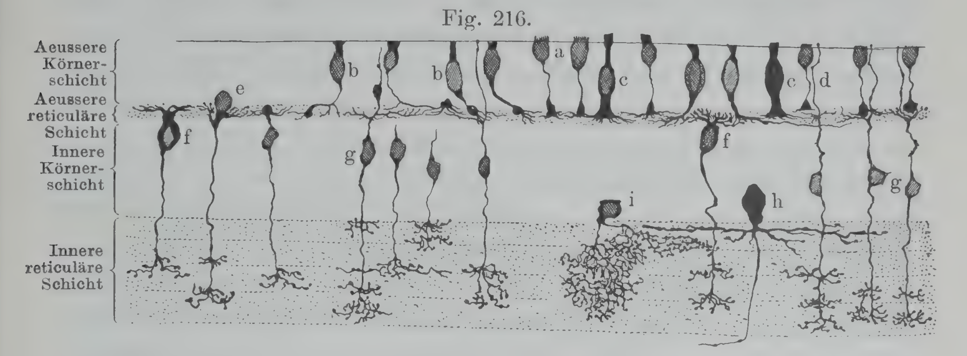
Schicht der bipolaren Zellen.

In den bipolaren Zellen werden die wichtigen Elemente gesehen, die mit ihrem einen Fortsatz innerhalb der äusseren reticulären Schicht die Sinnesreize von den Sehzellen aufnehmen, um sie vermittelst ihres zweiten, inneren Fortsatzes in der inneren reticulären Schicht auf die Dendriten der Opticusganglienzellen zu übertragen. Sie nehmen die mittlere Lage der inneren Körnerschicht ein. Ramón y Cajal unterscheidet unter ihnen noch mehrere Formen, zunächst zwei Hauptgruppen, 1. die grossen oder äusseren Bipolaren, und 2. die kleinen oder inneren Bipolaren.

1. Grosse oder äussere Bipolaren (Fig. 216 f). Der Körper dieser Zellen liegt unmittelbar unter der äusseren reticulären Schicht

und sendet in diese hinein von seiner oberen Fläche aus horizontale Fortsätze, die sich mehrfach verzweigen und dann frei in der Mitte der Schicht an den Füssen der Sehzellen enden. Auf der entgegen-

Fig. 216.



Elemente der äusseren und inneren Körnerschicht, durch Chromsilber gefärbt. Nach Ramón y Cajal. *a* Körner von rothen Stäbchen. *b* Körner von grünen Stäbchen. *c* Zapfenkörner. *d* Landolt'sche Keule. *e* Versprengte bipolare Zelle. *f* Grosse bipolare Z. *g* Kleine bipolare Z. *h* Parareticuläre Opticusganglienzelle. *i* Diffuse amakrine Zelle.

gesetzten Seite entsendet der Zellkörper einen Fortsatz (Axencylinderfortsatz), der durch die unterliegenden Schichten hindurchtritt und innerhalb der inneren reticulären Schicht mit einer abgeplatteten sehr varicösen, manchmal sehr grossen Arborisation endet. Nicht selten entsendet dieser Fortsatz auf seinem Wege einige flache collaterale Verzweigungen.

Unter den geschilderten grossen Bipolaren kommen noch manche Verschiedenheiten vor, namentlich in der Form der oberen Arborisation. Bei einigen Elementen ist die letztere sehr gross und stark in der Fläche ausgebreitet, bei anderen ist sie dagegen sehr klein und einige ihrer Zweigchen nehmen einen aufsteigenden Verlauf und dringen bis zum Niveau der Füsse der Stäbchen vor. Ramón y Cajal hält es für nicht unwahrscheinlich, dass die ersteren zu Zapfen, die letzteren zu gewöhnlichen Stäbchen in Beziehung treten.

2. Kleine oder innere Bipolaren (Fig. 216g). Die kleinen Bipolaren bilden die Hauptmasse der inneren Körnerschicht und liegen in mehreren Lagen. Ihr Körper ist fast um ein Drittel kleiner als der der äusseren Bipolaren, von spindelförmiger oder elliptischer Gestalt, fast ganz von dem Kern eingenommen, und giebt zwei Fortsätze ab, einen äusseren und einen inneren. Der äussere Fortsatz ist dick, manchmal varicös und gewunden (um sich den darüber gelegenen Elementen anzupassen); er dringt bis in die äussere reticuläre Schicht und löst sich hier in ein horizontales Büschel mit feinen und relativ kurzen Fäserchen auf, die entweder stumpf oder mit einer kleinen Anschwellung endigen. Einige dieser Fäserchen schlagen nach einem

kurzen horizontalen Verlauf eine aufsteigende Richtung ein. Von dem centralen Theile des Büschels oder von einem der dicken Aeste geht die sogenannte Landolt'sche Keule ab, d. h. eine aufsteigende Faser, die gewöhnlich etwas dicker ist als die Aestchen der oberen Arborisation und die oft als die Fortsetzung des äusseren Fortsatzes selbst erscheint. Sie steigt geschlängelt zwischen den äusseren Körnern auf und endet mit einer spitzen oder ovalen Anschwellung in der *Membrana limitans externa* oder etwas jenseits derselben. Manchmal zeigt die Keule noch ausser der terminalen Anschwellung eine zweite, etwas tiefer innerhalb ihres Verlaufes gelegene. Oft macht sie nahe ihrem Ursprung eine Biegung, um sich den Fussenden der Sehzellen anzuschmiegen. (Landolt fand diese Keulen 1871 bei Triton und Salamandra, hielt sie aber für Theile des Stützgerüstes, Dogiel beschrieb ihr Verhalten beim Frosch im Wesentlichen ebenso wie Ramón y Cajal.)

Der innere Fortsatz der kleinen Bipolaren läuft durch die innere Körnerschicht hindurch und löst sich in verschiedener Höhe der inneren reticulären Schicht in eine Endarborisation auf, deren horizontal verlaufende und mehr oder minder varicöse Fasern mit einer ovalen oder rundlichen Anschwellung enden. Wie bei den grossen Bipolaren, so entsendet auch bei den kleinen Bipolaren der innere Fortsatz auf seinem Verlaufe sehr häufig platte collaterale Endbäumchen, die für die äusseren Zonen der inneren reticulären Schicht bestimmt sind.

So finden sich nach Ramón y Cajal Bipolaren, deren innerer Fortsatz für drei Zonen der genannten Schicht Endbäumchen abgiebt (die, nebenbei bemerkt, nicht immer dieselben sind); andere, die nur zwei Zonen mit Endbäumchen versehen; endlich, und zwar sehr häufig, solche, deren Fortsatz sich nur zu einer Zone, und dann gewöhnlich der fünften, begiebt. Manchmal ist das terminale Endbäumchen so ausgedehnt, dass es zwei benachbarte Zonen der inneren reticulären Schicht einnimmt.

Schicht der parareticulären Zellen (Kallius). (Schicht der Spongioblasten, W. Müller; Schicht der amakrinen Zellen, Ramón y Cajal.)

Innerhalb dieser Schicht kommen zweierlei verschiedenartige Elemente vor: 1. die nur spärlich vorhandenen parareticulären Opticusganglienzellen und 2. die in der überwiegenden Mehrzahl vorhandenen eigentlichen amakrinen Zellen.

1. Parareticuläre Opticusganglienzellen (nervöse Zellen, Dogiel'sche Zellen). Diese Zellen (Fig. 216 *h*) sind grosse Gebilde, von

deren innerem Umfang mehrere (fünf bis sechs, nach Dogiel) horizontale Dendriten ausgehen, die sich in der äussersten oder in den beiden äussersten Zonen der inneren reticulären Schicht verästeln. Der von Dogiel entdeckte Axencylinderfortsatz, der oft von einem dicken Protoplasmafortsatz abgeht, durchsetzt die ganze innere reticuläre Schicht und wird dann zu einer Faser der Sehnervenfaserschicht der Retina.

Diese Elemente sind zuerst von Dogiel richtig geschildert worden, dessen Darstellung von Ramón y Cajal bestätigt wird. Die Zellen sind wohl als versprengte Opticusganglienzellen aufzufassen.

2. Amakrine Zellen. Als amakrine Zellen bezeichnet Ramón y Cajal Elemente, die keinen langen Fortsatz haben (α-μακρός). Nach der Form ihrer Endverzweigungen sind noch zu unterscheiden: diffuse und schichtenbildende.

A. Diffuse amakrine Zellen (Fig. 215*k*, 216*i*). Dies sind kleine ovale Zellen, von deren innerem Pol eine oder zwei gegen die innere reticuläre Schicht gerichtete Fortsätze ausgehen. Letztere lösen sich nach einigen Theilungen in ein sehr dichtes varicöses Endbäumchen auf, das einen grossen Theil der Dicke der inneren reticulären Schicht einnimmt (daher „diffuse“ Z.).

Nach der Form der Endverzweigung kann man noch zwei Varietäten unterscheiden: solche, deren Endbäumchen spärlich entwickelt und aus feinen, wenig verzweigten, absteigenden Fibrillen zusammengesetzt ist, und solche, deren Endarborisation sehr varicös und sehr dicht ist.

B. Schichtbildende amakrine Zellen. Als schichtbildend bezeichnet Ramón y Cajal diese Elemente darum, weil durch ihre Endarborisationen, die sich in der inneren reticulären Schicht befinden, diese selbst wieder in mehrere (fünf) Unterschichten oder Zonen zerlegbar wird. Es giebt nun 1. einschichtige, deren Endbäumchen sich nur in einer Schicht ausbreiten, und 2. mehrschichtige, die zwei über einander liegende Verzweigungen bilden.

1. Einschichtige amakrine Zellen (Fig. 215*f*, *g*, *h*, *i*). Die Zellen mit einfacher Endarborisation theilt S. Ramón y Cajal noch ein nach der Lage der letzteren innerhalb der inneren reticulären Schicht. Danach wären also fünf Formen zu unterscheiden: Zellen, deren Endbäume in der ersten, zweiten, dritten, vierten oder fünften Zone der inneren reticulären Schicht liegen. Alle diese Zellen zeigen sich noch in zwei Varietäten, als Formen mit dicken, kurzen, varicösen und als solche mit dünnen und längeren Verzweigungen.

2. Mehrschichtige amakrine Zellen. Auch von Zellen mit mehreren über einander gelagerten Arborisationen fand Ramón y Cajal mehrere Formen: Zellen mit je einer Arborisation in der zweiten und dritten Zone der inneren

reticulären Schicht, und solche, die eine Arborisation in der zweiten und eine andere in der fünften Zone bildeten.

Ueber die Bedeutung der amakrinen Zellen lässt sich etwas Bestimmtes noch nicht aussagen.

Innere reticuläre Schicht.

Innere reticuläre Schicht.

(Innere granulirte Schicht, Neurospongium.)

Die innere reticuläre Schicht ist viel dicker als die äussere reticuläre Schicht, besteht aber wie diese nur aus Arborisationen verschiedener Herkunft, ohne eigene zellige Elemente zu enthalten. Die Radialfasern geben in ihr feine Seitenäste ab.

Die Arborisationen der inneren reticulären Schicht entstammen den bipolaren Zellen (sowohl denen der inneren Körnerschicht wie den versprengten der äusseren Körnerschicht), den Ganglienzellen der Ganglienzellschicht und den amakrinen Zellen der inneren Körnerschicht. Die Verzweigungen liegen in fünf Lagen (Unterschichten oder Zonen) über einander, wie bei den verschiedenen genannten Zellformen erwähnt ist. Ein Nervennetz (Dogiel) besteht nach Ramón y Cajal auch in der inneren reticulären Schicht nicht.

Aus der Nervenfaserschicht treten Opticusfasern durch die Ganglienzellschicht hindurch in die innere reticuläre Schicht ein, Fig. 217 (s. Nervenfaserschicht).

Noch nicht ganz aufgeklärt ist die Herkunft gewisser Fibrillen, die von der oberen und unteren Grenze der inneren reticulären Schicht aus in diese selbst einstrahlen. Ramón y Cajal schildert sie als dichte, radiär aus einander fahrende Büschel von feinen, unverzweigten Fibrillen, die einen grossen Raum in der genannten Schicht einnehmen. Wahrscheinlich kommen die oberen von gewissen amakrinen Zellen, die unteren, deren Fibrillenreichthum ganz besonders gross ist, aus Zellen der Ganglienzellschicht, die sich aus bisher unbekannten Gründen nicht imprägnirten.

Ganglienzellschicht.

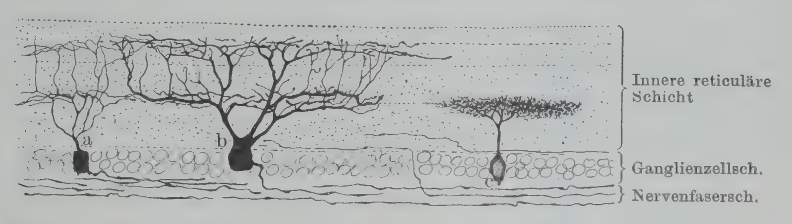
Ganglienzellschicht.

Die Ganglienzellschicht besteht aus einer einfachen Lage multipolarer Ganglienzellen, deren Dendriten sich in der inneren reticulären Schicht ausbreiten, und deren Neuriten zu Opticusfasern werden. Die Schicht ist überall eine einfache, doch stehen die Zellen in der *Area centralis* enger neben einander als anderwärts. Auch unter den Elementen der Ganglienzellenschicht unterscheidet Ramón y Cajal diffuse und schichtenbildende, und unter den letzteren wieder einschichtig und mehrschichtig verästelte. Das Unterscheidungsmerkmal

ist das gleiche wie bei den amakrinen Zellen der inneren Körnerschicht: die diffusen verbreiten ihre Dendriten durch die ganze Dicke der inneren reticulären Schicht hindurch, die schichtbildenden nur in bestimmten Zonen derselben.

Die diffusen Ganglienzellen sind multipolar und entweder klein mit sehr feinen verwickelten Protoplasmaverzweigungen oder größer, mit mehr lockerer Verästelung.

Fig. 217.



Ganglienzellen der Ganglienzellschicht; rechts zwei Fasern, die aus der Nervenfaserschicht in die innere reticuläre Schicht eintreten. Nach Ramón y Cajal (Theil einer Figur desselben). *a* Kleine zweischichtige Zelle. *b* Mittlere zweischichtige Zelle. *c* Einschichtige Zelle der vierten Unterschicht.

Die vielschichtigen Zellen bilden meist drei über einander liegende Plexus. Entweder gehen von der Zelle gleich mehrere feinere Zweige aus, die sich zu den Arborisationen verästeln, oder es treten zuerst einige starke Fortsätze aufwärts, von denen die Arborisationen ausgehen.

Die zweischichtigen Zellen sind die häufigsten; Ramón y Cajal unterscheidet noch je einen Typus der grossen, der mittleren (Fig. 217, *b*) und der kleinen Zellen (Fig. 217, *a*). Die meisten sind multipolar, unter den kleinen kommen auch unipolare vor.

Unter den einschichtigen finden sich solche der ersten, zweiten und vierten Unterschicht (Fig. 217, *c* stellt eine Zelle dar, deren Dendriten sich in der vierten Zone der inneren reticulären Schicht verzweigen). Wahrscheinlich kommen solche aller fünf Unterschichten vor.

Nervenfaserschicht.

Nervenfaserschicht.

Die Nervenfaserschicht, die innerste der nervösen Schichten der Retina, wird durch die Fasern des Opticus gebildet, die von der *Papilla nervi optici* aus nach allen Richtungen hin aus einanderstrahlen.

Am Uebergang der Opticusfasern in die Faserschicht der Retina erfolgt eine fast völlige Kreuzung der einzelnen Faserbündel (*un véritable chiasma*, S. Ramón y Cajal), der Art, dass die Bündel, die im Sehnerv aussen liegen, zur inneren Region der Retina gehen und umgekehrt (Nicati, Colucci, S. Ramón y Cajal). Nur einige Fasern gehen, wie Ramón y Cajal beobachtete, keine Kreuzung ein,

sondern begeben sich sofort aus dem Sehnerv zu den nächstgelegenen Retinabezirken.

Die Fasern, die in der Sehnervenfaserschicht verlaufen, sind zum bei Weitem grössten Theil Axencylinderfortsätze von den Zellen der Ganglienzellschicht, dazu kommen einige, die Axencylinder bestimmter Zellen der parareticulären Zelllage darstellen, und endlich solche, die aus der Nervenfaserschicht in die innere reticuläre Schicht eindringen. Diese Fasern laufen zwischen den Ganglienzellen hindurch, betreten die innere reticuläre Schicht und durchsetzen diese eine Strecke weit mit horizontalem Verlauf. Ihre Endigung ist noch unbekannt. Es scheinen centrifugale, in der Retina endigende Fasern zu sein. Nicht nachgewiesen sind bisher bei den Fröschen die bei Vögeln und Säugern vorhandenen centrifugalen Opticusfasern, die im Niveau der parareticulären Zellen frei endigen. Damit ist natürlich nicht gesagt, dass sie nicht vorhanden seien.

Stützgerüst der Retina.

Stützgerüst der Retina (Fulcrum, W. Müller).

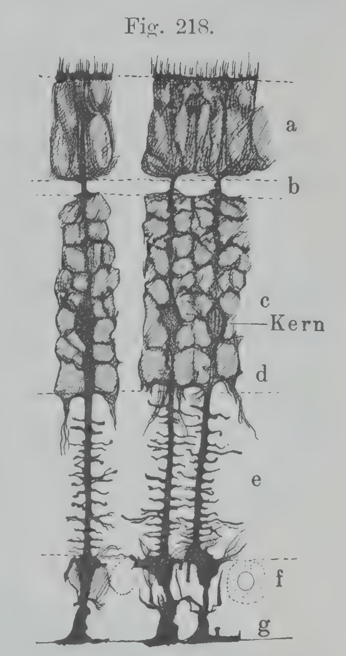
Das Stützgerüst der Retina wird hergestellt durch die Radialfasern, die *Membrana limitans externa* und die *Membrana limitans interna.*

Die hauptsächlichsten Elemente sind die Radialfasern (Müllersche Stützfasern), Zellen, die zu langen, kräftigen Fasern verlängert und mit zahlreichen theils fädigen, theils lamellösen Fortsätzen versehen sind. Sie sind zwischen den beiden *Membranae limitantes* ausgespannt, erstrecken sich also durch die Opticusfaserschicht, Ganglienzellschicht, innere reticuläre, innere Körner-, äussere reticuläre und äussere Körnerschicht. Ihr Kern liegt in der inneren Körnerschicht. Beschreibungen dieser Elemente beim Frosch gaben H. Müller, M. Schultze, Landolt, Schiefferdecker (1886); durch die Untersuchungen von Ramón y Cajal wurde diese Darstellung in den wesentlichsten Punkten bestätigt, nur erwies sich der Reichthum an Fortsätzen als ein viel grösserer, als früher angenommen.

Die Fasern beginnen an der Innenfläche der Opticusfaserschicht mit conischen Verbreiterungen, die unter einander zusammenhängen und dadurch die sogenannte *Membrana limitans interna* herstellen. Von hier aus durchsetzen sie als verschmächtigte Fasern die Opticusfaserschicht, Ganglienzellschicht und innere reticuläre Schicht. In der Ganglienzellschicht geben sie einige lamellöse Fortsätze ab, welche Fächer für die Ganglienzellen bilden. In der inneren reticu-

lären Schicht entsenden sie dagegen nur horizontal gerichtete kurze, bald getheilte, bald ungetheilte fädige Fortsätze, die die einzelnen Zonen dieser Schicht von einander zu trennen scheinen (Ramón y Cajal). Aus der inneren reticulären Schicht treten sie in die innere Körnerschicht ein, wo ihnen (gewöhnlich mehr im inneren Theil, Schiefferdecker) der Kern eingelagert ist. Ausserdem geben sie hier sehr zahlreiche lamellöse Fortsätze ab, die unter einander Räume bilden, in denen die Zellen der inneren Körnerschicht liegen und vor dem Contact mit benachbarten Elementen geschützt werden. Von den Lamellen, die der inneren reticulären Schicht benachbart sind, gehen oft absteigende Fortsätze aus, die die Fortsätze der amakrinen Zellen in die innere reticuläre Schicht hinein begleiten (Ramón y Cajal). In der äusseren reticulären Schicht, die die Fasern alsdann durchsetzen, geben sie gewöhnlich keine Seitenäste ab, wohl aber in der äusseren Körnerschicht: hier ist das Verhalten der lamellösen Fortsätze wieder das gleiche wie in der inneren Körnerschicht. An der äusseren Grenze der äusseren Körnerschicht setzen sich dann die Fasern an die *Membrana limitans externa* an. Dies ist eine zusammenhängende, auf dem Durchschnitt deutlich erkennbare Haut, die jedoch von sehr vielen grossen Oeffnungen durchsetzt wird. Durch die Oeffnungen treten die Stäbchen- und Zapfenzellen hindurch, und die äussersten Elemente der äusseren Körnerschicht liegen in ihnen wie die Eier in einem Eierbrett (M. Schultze). Bei der Grösse der Oeffnungen wird die Membran in ein Netzwerk schmaler, die Oeffnungen ringförmig umziehender Balken aufgelöst. Die Radialfasern und ihre Fortsätze setzen sich entweder einfach oder mit kleinen Anschwellungen an die Innenfläche der Membran an (Schiefferdecker). Letztere kann somit als Verschmelzungsproduct der Radialfasern aufgefasst werden. Von der äusseren Oberfläche der *Membrana limitans externa* erheben

Fig. 218.



Stützfasern aus der Retina des Frosches. Nach Ramón y Cajal.

a Aeussere Körnerschicht. *b* Aeussere reticuläre Schicht. *c* Innere Körnerschicht. *d* Schicht der parareticulären Zellen. *e* Innere reticuläre Schicht. *f* Ganglienzellschicht. *g* Membrana limitans interna.

sich die sogenannten Faserkörbe (M. Schultze), d. h. Fasern, die die Innenglieder der Stäbchen und Zapfen umfassen (s. S. 824).

Die Radialfasern der dickeren Retinatheile sind lange, schlanke Gebilde, die der dünneren Partien entsprechend kürzer.

In der äusseren reticulären Schicht, noch aussen von den horizontalen Zellen beschrieb Schiefferdecker kernlose concentrische Zellen, die er auch dem Stützgewebe anreiht. Es sind kleine, zarte, spindelförmige Gebilde, die sich verästeln.

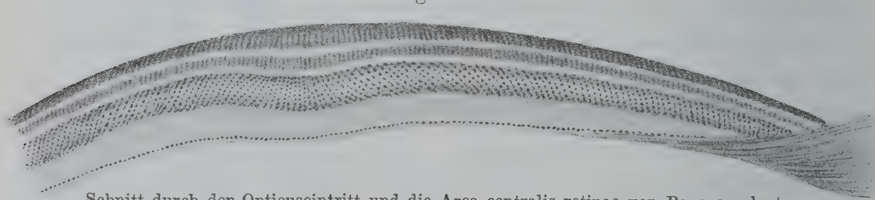
Besonderheiten des Netzhautbaues im Gebiete der Area centralis retinae.

Besonderheiten des Netzhautbaues im Gebiete der *Area centralis retinae.*

Die Besonderheiten der *Area centralis retinae* sind von Chievitz festgestellt worden und gestalten sich folgendermaassen:

Die Netzhaut ist im Gebiete der Area etwa doppelt so dick als in der unteren Bulbushälfte. Dies beruht auf einer Dickenzunahme der beiden Körnerschichten, sowie der nach aussen von der *Membrana limitans externa* gelegenen Retinatheile. Die Opticusfasern laufen über die Area hinweg. Die Zellen der Ganglienzellschicht liegen auch in der *Area centralis retinae* in einer Reihe, aber enger an einander als an den übrigen Partien. Die Kerne der inneren Körnerschicht stehen (in chorioideo-vitrealer Richtung) in schrägen Reihen, die mit ihren vitrealen Enden von der Axe der Area aus nach oben und unten divergiren (Fig. 219). Die Radialfasern folgen dieser

Fig. 219.



Schnitt durch den Opticuseintritt und die Area centralis retinae von Rana esculenta. Nach J. H. Chievitz.

schrägen Richtung der Kernreihen. Flachschnitte zeigen, dass auch noch eine zweite Orientirung der inneren Körner besteht: die Körner der einzelnen Lagen stehen in parallelen Reihen, die längs der ganzen Area senkrecht zu deren Axe nach beiden Seiten ausgehen. Die Kerne der äusseren Körnerschicht zeigen im senkrechten Schnitte eine ähnliche schräge Richtung wie die inneren, ebenso die Aussenglieder der Stäbchen.

Was die Sehzellen anlangt, so besitzt die *Area centralis* beim Frosch sowohl Stäbchen als Zapfen; eine nur zapfentragende Stelle,

wie sie von W. Krause (1875) beschrieben und als *Fovea centralis* gedeutet wurde, konnte Chievitz nicht bestätigen, auch Krause selbst vermochte sie später nicht wiederzufinden (1892).

Doch findet sich in der Area eine Vermehrung der Zapfen, ohne dass jedoch dieselben den Stäbchen an Zahl gleich kommen. Die Zapfen behalten ihren gewöhnlichen Durchmesser bei, die Stäbchen sind in der Area etwas dünner als sonst. Chievitz bestimmte das Zahlenverhältniss der Stäbchen zu den Zapfen in der Mitte der Area auf 2,4 : 1, während es in den übrigen Netzhautregionen 3 bis 4 : 1 ist (s. S. 828).

Ihren zahlenmässigen Ausdruck finden die Verschiedenheiten der *Area centralis* gegenüber den anderen Netzhautpartien in der von Chievitz gegebenen Tabelle (S. 818).

Unter den Besonderheiten der streifenförmigen Area des Frosches sind die wichtigsten: die Vermehrung der Ganglienzellen und der Elemente der inneren Körnerschicht, Vermehrung der Zapfen bei Dünnerwerden der Stäbchen, und damit in Zusammenhang stehend Verdickung der äusseren Körnerschicht. In der Area kommen auf eine Ganglienzelle weniger äussere Körner als in den übrigen Partien, was vielleicht dahin gedeutet werden kann, dass eine Ganglienzelle die Eindrücke von weniger Sehzellen sammelt — wodurch die Möglichkeit einer mehr specificirten Leitung der Einzeldrücke nach den Centralorganen hin gegeben wäre. Zugleich aber kommen in der Area auf ein äusseres Korn mehr innere Körner — ein Verhältniss, dessen Bedeutung bisher noch nicht erkennbar ist.

c) *Pars ciliaris retinae.*

c) Pars ciliaris retinae.

Im Gebiete des Ciliarkörpers ist das Pigmentepithel der Netzhaut noch als solches vorhanden, das Innenblatt dagegen auf ein einfaches, nicht sehr hohes unpigmentirtes Epithel reducirt. Daraus resultirt die beträchtliche Verdünnung der Retina an der *Ora optica*. Das innere Epithel liegt dem Pigmentepithel eng an.

d) *Pars iridica retinae.*

d) Pars iridica retinae.

Die *Pars iridica retinae* ist schon bei der Anatomie der Iris behandelt worden.

D. Die Linse (Krystalllinse, *Lens crystallina*).

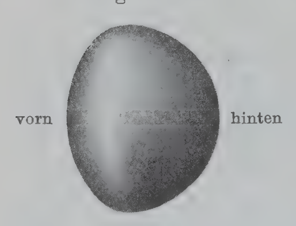
D. Die Linse (Krystalllinse, Lens crystallina).

Die Linse des Frosches ist sehr gross (bei 8 cm langen *Ranae fuscae* etwa 3,25 mm dick und 4 mm breit) und sehr stark biconvex gewölbt, bleibt jedoch immer noch erheblich von der Kugelform entfernt. Ihre Vorderfläche ist weniger stark gekrümmt als die Hinter-

fläche (Fig. 220), sie besteht somit gewissermaassen aus zwei Kugelabschnitten, von denen der hintere einer kleineren Halbkugel angehört, als der vordere. Der Linsenäquator ist dementsprechend gut erkennbar. Die Linse ist ferner starr und einer Veränderung der Krümmung nicht fähig, wie schon früher allgemein angenommen und neuerdings wieder mit Sicherheit von Th. Beer festgestellt worden ist. Nach letzterem Forscher vermag sie auch eine Ortsbewegung nicht auszuführen (s. Function des Auges). Sie ist das wichtigste lichtbrechende Medium.

Die Substanz der Linse ist im frischen Zustande wasserklar, in ihren peripheren Partien (*Substantia corticalis*) weicher, wasserreicher, als in den centralen (*Nucleus lentis*, Linsenkern). Der Linsenkern nimmt beim Frosch wie bei den Amphibien überhaupt nur einen kleinen Theil der Linse ein. An der erhärteten oder macerirten Linse, oder selbst an der frischen bei geeigneter Beleuchtung zeigt sich an der Hinterfläche eine kurze horizontale, an der Vorderfläche eine kurze verticale Linie, die Nahtlinie. In diesen Linien kann auch die Linsensubstanz springen (an der Hinterfläche leichter als an der Vorderfläche), und es können sich an diese Risse radiär gerichtete Spalten anschliessen. Dies hängt mit der Structur der Linse zusammen und wird später besprochen werden.

Fig. 220.



Linse von Rana esculenta (8 cm langes Thier), 6 Mal vergrössert, von der Seite.

Zur Bestimmung der Grösse der Linse dienen die Masse der Axe (des proximaldistalen Durchmessers) und des äquatorialen Durchmessers (der Linsendurchmesser schlechtweg). Als Linsenindex kann das Verhältniss des Durchmessers zur Axe bezeichnet werden, wenn die letztere selbst = 1 gesetzt wird (C. Rabl). Diesbezügliche Messungen sind schon früher hin und wieder ausgeführt worden, am genauesten neuerdings durch C. Rabl an den Linsen von *Rana fusca*. An fünf Linsen, die frisch in physiologischer Kochsalzlösung untersucht wurden, fand Rabl (in Millimetern):

		Axe	Aequatorial-Durchmesser	Index
	a	3,46	4,00	1,156
Von demselben Frosch	b	3,24	4,00	1,233
	c	3,24	4,00	1.233
Von demselben Frosch	d	3,13	3,78	1,206
	e	3,02	3,75	1,241

Daraus ergiebt sich, dass nicht nur individuelle Unterschiede, sondern auch solche zwischen rechts und links vorkommen. Ausserdem hält es Rabl für sicher, dass junge Thiere und Larven einen kleineren Index haben als erwachsene, dass also die Linse im Laufe der individuellen Entwickelung sich mehr und mehr von der Kugelform entfernt.

Durch Fixiren wird die Linse je nach der Flüssigkeit und der Art ihrer Anwendung in verschiedener Weise beeinflusst (entweder abgeflacht oder stärker gewölbt), weshalb Linsen, die auf verschiedene Art fixirt wurden, schon aus diesem Grunde verschiedene Masse ergeben. Fixation des gesammten Bulbus in Flemming'scher Flüssigkeit während höchstens einer halben Stunde scheint nach Rabl am besten die Form der Linse zu ergeben, die man erhält, wenn die Linse aus ihrer Umgebung befreit und sich selbst überlassen wurde. Nach längerem Verweilen des Gesammtbulbus in der Flemming'schen Flüssigkeit (24 Stunden) ergaben sich geringere Indices, d. h. geringere Differenzen zwischen der Axe und dem äquatorialen Durchmesser (stärkere Krümmung der Linse).

Soemmering bestimmte für *Rana fusca:*

Axe der Linse . . . . 1,6 Linien
Aequatorialer Durchmesser . . . . 2,0 „

was einen Index von 1,25 ergiebt; Cuvier giebt allgemein für den „Frosch" an, dass sich die Axe zum Durchmesser wie 7 : 8 verhalte (Index = 1,14). Bei einer 8 cm langen gewöhnlichen *Rana esculenta* bestimmte ich:

die Länge der Axe auf 3,25 mm,
die des äquatorialen Durchmessers auf 4,00 mm (Index = 1,23);

bei *Rana esculenta* var. *hungarica* endlich fand ich ebenso wie Hirschberg:

Axe der Linse . . . . 5 mm
Aequatorialer Durchmesser . . . . 6 mm

d. h. Index = 1,20, in einem Auge, dessen Breite 10 mm, und dessen Länge 8,5 mm betrug.

Was die Krümmung der vorderen und der hinteren Fläche anlangt, so giebt Soemmering für *Rana fusca* an:

Radius der vorderen Krümmung . . . . . . 1,1 Linien
„ „ hinteren „ . . . . . . 1,0 „

Genauere und ausgedehntere neuere Messungen scheinen nicht vorgenommen zu sein.

In Folge ihrer Grösse nimmt die Linse einen sehr beträchtlichen Raum des Augapfels ein; zwischen ihr und dem Augenhintergrund bleibt nur ein schmaler, etwa 1,5 mm breiter Abstand. Sie ruht mit ihrem proximalen stärker gewölbten Segment in der tiefen *Fossa hyaloidea* des Glaskörpers; an ihren Aequator treten die vom *Corpus ciliare* aus entspringenden Fasern der *Zonula ciliaris* heran und bilden einen Aufhänge- und Fixationsapparat für sie. Ihre distale Fläche blickt in die hintere und die vordere Kammer, die Iris liegt ihr mit ihrem pupillaren Rande auf.

Bau der Linse.

Bau der Linse.

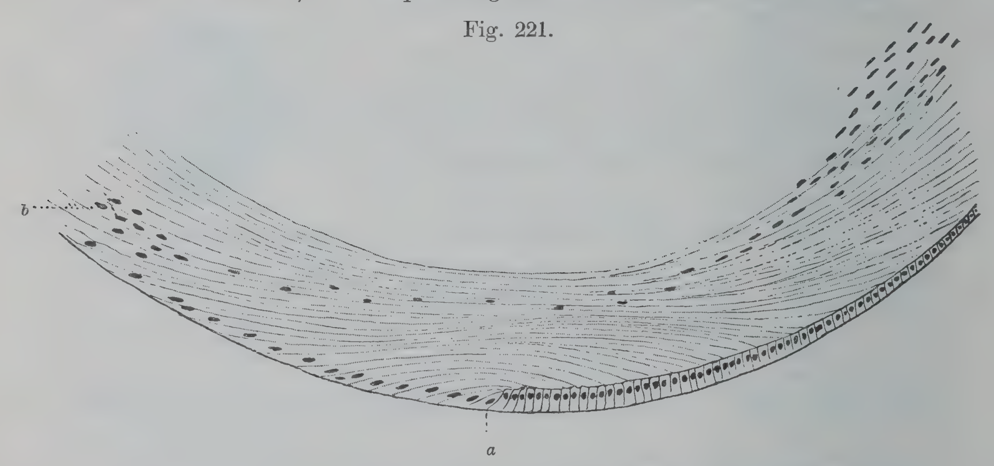
Die Linse wird von einer Kapsel umhüllt; ihr eigentlicher Körper besteht aus zwei Schichten, einer vorderen niedrigen Epithelschicht und einer hinteren mächtigen Schicht von Linsenfasern.

1. Die Kapsel ist glashell, vorn dicker als hinten, in frischem Zustande homogen, sehr elastisch.

Unterhalb der ganzen Linsenkapsel, also zwischen Kapsel und Epithel vorn, und zwischen Kapsel und hinteren Faserenden hinten, befindet sich in der lebenden Linse des Frosches eine dünne Lage organischer Substanz, die subcapsuläre Schicht (Deutschmann). Nach dem Tode gerinnt sie und giebt zu eigenthümlichen endothelähnlichen Zeichnungen Veranlassung.

2. Das Epithel ist einschichtig und überzieht nur die vordere Fläche der Linse; am Aequator geht es in die Linsenfasern über.

Fig. 221.



Meridionalschnitt durch die Aequatorgegend der Linse von Rana esculenta. Nach Knapp.
a Epithelgrenze. *b* Linsenfasern.

Genauere Schilderungen verdanken wir Rabl. Das Epithel ist in der Mitte der Vorderfläche sehr dünn, und die Kerne liegen weit aus einander; am Aequator werden die Zellen erheblich (sechs- bis achtmal) höher, die Zellareale dabei aber sehr klein, so dass die Kerne ausserordentlich dicht stehen. Rabl bestimmte als Epitheldicke:

	am Pol	am Aequator
R. esculenta	0,0036 mm	0,025 mm
R. fusca	0,0033 mm	0,020 mm

Nach dem Aequator zu tritt ferner eine bestimmte Anordnung der Zellen ein. Während dieselben bis nahe an den Aequator heran unregelmässig stehen, bilden sie in dessen nächster Nachbarschaft regelmässige meridionale Reihen (Henle, Rabl). Die Zahl der Reihen ist sehr gross (700 bis 900, s. u.: radiäre Lamellen); die Zahl der Zellen in einer Reihe mindestens 12. Am Ende der meridionalen Reihen gehen die Zellen in die Linsenfasern über. Die Zellgrenzen, die in der Umgebung des vorderen Poles sehr deutlich sind, werden in den meri-

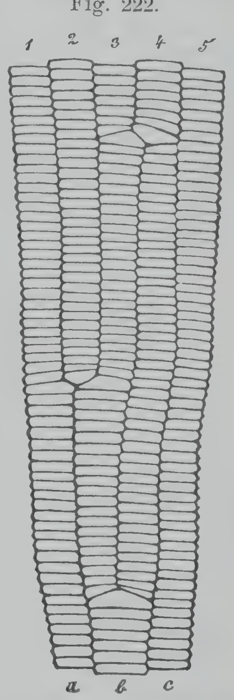
dionalen Reihen für die Flächenbetrachtung undeutlich und selbst unsichtbar, da die Zellen derart schief stehen, dass sie sich dachziegelförmig decken.

Auch beim erwachsenen Frosch fand Falchi im normalen Epithel der Linse sehr häufig Kerntheilungsfiguren, woraus sich eine fortwährende Neubildung des Epithels auf dem Wege der indirecten Theilung ergiebt. Die Bedeutung dieser Vorgänge sieht Falchi darin, den epithelialen Ueberzug der Kapsel unversehrt zu erhalten. Vielleicht stehen sie auch zur physiologischen Regeneration der Linsenfasern in Beziehung (s. u.).

Unter dem Epithel, zwischen diesem und den vorderen Enden der Linsenfasern, befindet sich ebenfalls eine dünne Eiweisslage, die nach dem Tode in charakteristischer Weise gerinnt: die subepitheliale Eiweissschicht (Deutschmann).

3. Die Linsenfasern, die die Hauptmasse der Linse aufbauen, sind stark verlängerte, bandförmige, wasserklare Zellen, die im Wesentlichen von hinten nach vorn ziehen. Die Fasern in den verschiedenen Tiefen der Linse verhalten sich nicht ganz gleich: man kann danach Centralfasern, Uebergangsfasern, Haupt- oder Grundfasern und endlich Randfasern unterscheiden. Die Central- und Uebergangsfasern bilden den festeren compacteren Kern der Linse, die Haupt- und Randfasern die weichere Rindensubstanz. Die Centralfasern sind die ältesten, die Randfasern die jüngsten Elemente. Letztere schliessen sich an die Epithelzellen der meridionalen Reihen an, aus denen sie hervorgegangen sind.

Fig. 222.



Theil eines Aequatorialschnittes durch die Linse von Rana fusca. Nach C. Rabl.

a, *b*, *c* drei radiäre Lamellen; aus *b* gehen durch Theilung die Lamellen 3 und 4 hervor; Lamelle 2 ist zwischen 1 und 3 intercalirt.

Die Fasern der Rindensubstanz, die bei Weitem die Hauptmasse bilden, stellen sechsseitige prismatische, abgeplattete Bänder dar, die somit auf dem Querschnitt als flache Sechsecke erscheinen. Doch können, da die Linsenfasern sehr plastische Gebilde sind, aus den Sechsecken auch flache Rechtecke werden (Fig. 222). Nach Rabl kann man beide Formen nahe bei einander in einer und derselben Linse finden. — Nur an den oberflächlichen Fasern sind die Ränder glatt (F. J. Becker, Henle); an den tieferen sieht man bei Flächenbetrachtung die Ränder mit feinen Zähnchen besetzt, während bei Betrachtung der schmalen Kanten eine Querstreifung erkennbar wird. Es handelt sich hierbei um feine, dichtstehende Querleistchen („Runzeln"), die die Schmalflächen besetzen (Fubini, Henle). — Ihre Zellnatur documentiren die Fasern dadurch, dass wenigstens die oberflächlicheren von ihnen einen Kern besitzen. Nach der Tiefe zu geht derselbe verloren. Mehrkernige Fasern sind beschrieben (Fubini), doch auch bestritten (Schwalbe). Die Fasern in den verschiedenen Tiefen haben ferner nicht die gleiche Consistenz: die ober-

flächlichen sind weicher als die tiefer gelegenen. Aus verletzten Fasern quillt der Inhalt in Form von Tropfen heraus, ein Beweis, dass eine etwas festere Hülle und ein weicherer Inhalt differenzirt sind. — Die Dicke der Fasern ist in den verschiedenen Tiefen der Linse ebenfalls verschieden: unmittelbar unter der Oberfläche finden sich sehr dünne Fasern, dann folgen allmählich dickere, bis von einer gewissen Tiefe an die Dicke wieder langsam abnimmt. Die Breite der Fasern nimmt im Allgemeinen von innen nach aussen zu, doch kommen Abweichungen von dieser Regel vor.

Anordnung der Fasern. Die Hauptfasern sind so angeordnet, dass sie eine Fläche nach der Oberfläche, die andere nach der Axe der Linse hin kehren, somit im Wesentlichen concentrisch zur Oberfläche der Linse gekrümmt verlaufen. Die Krümmung nimmt nach innen zu ab. Die breiten Flächen der Fasern berühren einander, die seitlichen Kanten schieben sich zwischen die zweier benachbarter Fasern ein, so dass auf äquatorialen Schnitten ein zierliches Mosaik von platten Sechsecken zu Stande kommt (Fig. 222). Die Verbindung der Fasern unter einander geschieht durch eine in *Argentum nitricum* sich schwärzende Kittsubstanz (J. Arnold). Dabei greifen die oben erwähnten Querleistchen in einander und bewirken eine besonders innige Vereinigung der einzelnen Fasern (Werneck, Fubini, Henle). (Dies ist allerdings nicht allgemein angenommen; nach anderer Anschauung sollen die Querleistchen mit ihren Kanten auf einander treffen und Interfibrillarlücken begrenzen, ähnlich wie die „Riffe“ der Epidermiszellen, mit denen sie schon lange verglichen werden, Intercellularlücken zwischen sich lassen. Nach J. Arnold greifen nicht alle Leistchen in einander; die meisten sind so kurz, dass sie nur in die Kittsubstanz hineinragen. Allerdings ist zweifelhaft, ob das speciell für die Froschlinse Gültigkeit hat.)

Die Hauptfasern bilden durch ihre Vereinigung radiäre Lamellen (Rabl), die auf Aequatorialschnitten deutlich hervortreten. Die Form der Linse bringt es mit sich, dass von dem Centrum nach der Peripherie hin entweder die Breite der einzelnen Fasern, und damit die der Lamellen, oder aber die Zahl derselben zunehmen muss. Thatsächlich ist beides der Fall: einerseits nimmt die Breite der Fasern und damit die der Lamellen von innen nach aussen im Allgemeinen zu (doch kommen hierin Abweichungen stellenweise vor), und andererseits, und zwar hauptsächlich ist, was schon Henle (1878) für die Froschlinse hervorhebt, eine Vermehrung der Lamellenzahl in den mehr peripheren Zonen häufig. Diese kann entweder mehr als periphere Theilung einer centralwärts einheitlichen Lamelle, oder als Intercalation einer neuen Lamelle zwischen die peripheren Abschnitte zweier anderer erscheinen (Rabl). Wo sich eine Lamelle peripherwärts in zwei theilt, findet sich an der Theilungsstelle eine durch besondere Breite und dreieckigen Querschnitt ausgezeichnete Faser (Fig. 222). Für Intercalation bietet die Lamelle 2 in Fig. 222 ein Beispiel. Hin und wieder kommt es auch vor, dass zwei Lamellen in den peripheren Theilen durch eine einzige doppelt so breite fortgesetzt werden (Verschmelzung zweier Lamellen, Fig. 223). Auch sonstige Eigenthümlichkeiten der Lamellen kommen vor; sie sind wie die vorher beschriebenen auf Störungen in der Ausgestaltung der meridionalen Reihen des Linsenepithels zurückzuführen (s. Entwickelung des Auges). Die Zahl der Lamellen ist individuell und nach Species verschieden; Rabl zählte bei *Rana fusca* 916, bei *Rana esculenta* 705.

Die radiären Lamellen sind auf Aequatorialschnitten leicht erkennbar, dagegen gelingt es nicht, sie von einander zu isoliren und die Linse in ent-

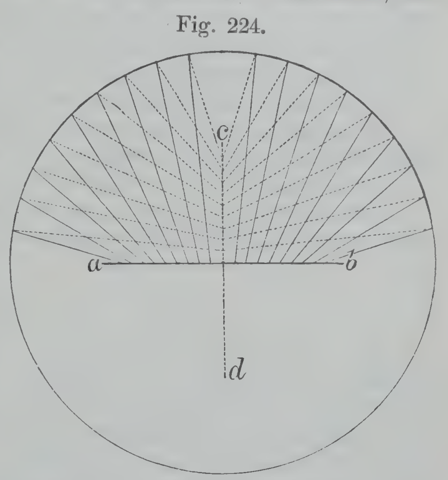
sprechende Blätter zu zerlegen. Dies beruht wohl vor allem auf der festeren Verbindung zwischen den Schmalseiten der Linsenfasern (Henle). Doch kommt es oft vor, dass zwischen den Lamellen unter dem Einfluss von Reagentien streckenweise Spalten entstehen. Andererseits bedingen die losere Verbindung zwischen den Faserflächen sowie die verschiedene Consistenz der Linsenfasern in den verschiedenen Tiefen, dass sich an der gehärteten Linse leicht Streifen von Substanz, concentrisch zur Oberfläche, abziehen lassen. Diese Streifen sind immer mehrere Fasern dick und entsprechen somit nicht etwa präformirten concentrischen Lamellen, wie sie früher angenommen wurden (Rabl).

Fig. 223.

Theil eines Aequatorialschnittes durch die Linse von Rana fusca. Verschmelzung der Lamellen *b* und *c* zu einer.

Der Verlauf der einzelnen Linsenfaser gestaltet sich folgendermaassen. Jede Faser hat zwei freie Enden, von denen das eine vorn, das andere hinten liegt. Im Gebiet der vorderen Linsenhemisphäre treffen sich die freien Faserenden in einer Nahtfläche, die in der Mitte der Linse vertical steht und somit die Linsenfasern in eine mediale und laterale Gruppe scheidet. Im Gebiet der hinteren Hemisphäre ist die Ebene der Nahtfläche, an der die freien Faserenden zusammenstossen, horizontal gelagert und scheidet somit die Fasern in eine obere und eine untere Gruppe. Eine jede Hauptfaser umkreist also nur ein Viertel der Linse, und zwar in der Art, dass eine Faser, die vorn in der Mitte der vorderen Nahtfläche (d. h. nahe der Linsenaxe) beginnt, hinten am seitlichen Ende der Nahtfläche (fern von der Axe) aufhört; beginnt sie dagegen vorn am Ende der Nahtfläche, so endet sie hinten in deren Mitte, nahe der Axe (Fig. 224). Es ergiebt sich daraus, dass die „radiaeren“ Lamellen, zu denen sich die Fasern vereinigen, windschief verbogen sein müssen.

Fig. 224.



Schema des Verlaufes der Linsenfasern in der Selachierlinse. Nach C. Rabl.
Der Verlauf der Fasern in der Amphibienlinse ist der gleiche, nur sind die Nahtlinien (*ab* und *cd*) kürzer.

Die Nahtflächen schneiden von der Oberfläche der Linse durch deren Rindensubstanz bis zum Kern durch; auf der Linsenoberfläche erscheinen sie als kurze (schon erwähnte) Nahtlinien („Linsensterne“, „*Radii lentis*“). Gegen das Centrum hin muss sich die Nahtlinie verkürzen, so dass man sich die Nahtfläche als ungefähr dreieckige Fläche vorstellen kann, mit einer leicht bogenförmigen an der Linsenoberfläche gelegenen Basis und einer gegen den Kern hin gerichteten Spitze (Babuchin). Die Nahtlinien in den einzelnen Schichten verlaufen zickzackförmig (da die Faserenden unregelmässig in einander greifen), und dementsprechend ist auch die Nahtfläche nicht eben, sondern unregelmässig (Zernoff). Die Verbindung der auf den Nahtflächen zusammenstossenden Faserenden geschieht durch eine dünne Schicht von Kitt-

substanz. Das Vorhandensein einer normalen dickeren Lage besonderer „Sternsubstanz“ (von der auch Fortsetzungen in supponirte „interfibrilläre Gänge“ gehen sollten, F. J. v. Becker) ist dagegen nach Ritter (1867), Zernoff (1867), Robinski (1877) u. A. nicht anzunehmen; wohl aber kann durch Zerfall der Faserenden oder Austreten des Inhalts sich eine solche Masse an den Nahtstellen anhäufen (Zernoff). Unter dem Einflusse verschiedener Reagentien bilden sich entsprechend den Nahtlinien in der Linse mehr oder minder tief einschneidende Spalten. Bedingt sind sie zunächst durch Auflösung der Kittsubstanz an den Nahtflächen, andererseits wohl auch (Robinski) durch Quellung der Linse, die den von Hause aus trockenen Kern in höherem Grade ergreift als die an sich wasserreicheren peripheren Schichten, und zu einer Zersprengung der letzteren durch den ersteren, an den Orten geringsten Widerstandes, führt. Radiäre Spaltbildungen zwischen den einzelnen Lamellen können sich aus gleichem Grunde anschliessen.

Die Randfasern, d. h. die oberflächlich am Aequatorialrand gelegenen, zugleich jüngsten Fasern, zeigen ein von den Hauptfasern in manchen Punkten abweichendes Verhalten. Meridionalschnitte lehren, wie sich an die hohen Zellen der meridionalen Reihen des Epithels die eigentlichen umgewandelten Linsenfasern anschliessen. Die ersten derselben sind noch sehr kurz, sie kehren ihr Fussende nach der Kapsel, ihr vorderes Ende legt sich an die Innenfläche des Epithels an. Je weiter von der Epithelgrenze, um so länger werden die Fasern. Dieselben sind (Rabl) zugleich S-förmig gekrümmt, der Art, dass sie eine hintere Concavität nach innen, eine vordere Concavität nach aussen kehren (Fig. 221). Durch diese doppelte Krümmung unterscheiden sie sich sehr wesentlich von den Hauptfasern, die in toto nach innen concav, d. h. parallel zur Linsenoberfläche, gekrümmt sind. Die Längenzunahme der Fasern vom Epithelrande aus ist keine unbegrenzte; sie hört auf, sowie die Fasern mit ihren Enden die beiden Linsennähte erreicht haben. Bei der Kröte ist es vom Epithelrand gerechnet ungefähr die fünfzigste oder sechzigste Faser, die an beide Linsennähte reicht.

Die Kernzone der Linsenfasern (Fig. 221) erscheint auf Meridionalschnitten S-förmig gebogen; sie wendet sich von der Epithelgrenze aus zunächst eine Strecke weit nach hinten, biegt dann im scharfen Winkel nach vorn um, zieht bis über den Aequator hinaus und biegt dann wieder nach innen um, um dann zu verschwinden. Die Kerne liegen also in den einzelnen Fasern nicht an derselben Stelle. In der letzten Strecke der Kernzone, die in einiger Entfernung unter dem hohen Cylinderepithel der Aequatorialzone liegt, sind die Kerne gehäuft und zeigen die Veränderungen, die zum Kernschwund führen. Letzterer tritt an den Fasern ein, die mit ihren Enden beide Nähte erreicht haben.

Die Centralfasern sind kurz, verhältnissmässig breit, rhombisch, der Linsenaxe parallel gelagert, ohne sonstige regelmässige Anordnung, auf dem Querschnitt rundlich, kernlos und fester als die weichen Fasern der Rindensubstanz. Sie sind die ältesten Elemente unter den Linsenfasern. An sie schliessen sich Uebergangsfasern an, die platter sind und sich bald zu radiären Lamellen zusammenlegen. So gehen sie in die Hauptfasern über (Rabl).

Ritter (1866) gab an, dass gerade im Linsencentrum die meisten Fasern einen Kern enthalten, und baute darauf die später (1897) wieder zurückgenommene Hypothese einer Faserneubildung vom Centrum der Linse aus. Die Thatsache an sich — aber nicht ihre Deutung — erfuhr durch Zernoff (1867) wenigstens theilweise eine Bestätigung, während F. J. v. Becker ihr widersprach und die Kernlosigkeit der centralen Form betonte. Das Gleiche geschieht durch Henle (1878) auf Grund der Untersuchung zahlreicher Froschlinsen.

Die Bildung der Linsenfasern erfolgt während des Embryonallebens durch Umwandlung der Epithelzellen am Aequator (s. Entwickelung des Auges). Ein Ersatz des dadurch decimirten Epithelmateriales findet durch indirecte Theilung der Epithelzellen statt. In gleicher Weise vollzieht sich das Wachsthum der Linse im postembryonalen Leben. O. Schultze (1900) hält es auch für wahrscheinlich, dass noch in der erwachsenen Linse eine fortwährende Neubildung von Linsenfasern aus den meridionalen Zellen stattfinde, während gleichzeitig im Linsencentrum fortwährend Linsenfasern zu Grunde gehen. Zu Gunsten dieser Anschauung kann einerseits das Verhalten der centralen Fasern (s. oben), andererseits das Vorkommen von Mitosen im Linsenepithel auch bei erwachsenen Thieren angeführt werden. Letzterer von Falchi festgestellter Vorgang (S. 849) würde dann dazu bestimmt sein, für den Epithelschwund, der durch die Umwandlung von Epithelzellen in Linsenfasern bedingt ist, fortwährend einen Ersatz zu schaffen. Dass Falchi selbst den Sachverhalt anders auffasst, wurde oben bemerkt.

Um die Vorgänge bei der Heilung von Linsenwunden zu verfolgen, brachte Knapp (1900) einer Anzahl von Fröschen Verletzungen der Linse bei. Es zeigte sich, dass auch breite und tiefgehende Wunden zur Heilung kommen, und die entstandenen Trübungen sich allmählich bis auf geringe Reste wieder aufhellen. Der Schluss der Kapselwunde und die Ausfüllung der zerstörten Linsenpartie erfolgt durch Wucherung des Epithels. Die ausfüllenden Zellen vergrössern sich später, werden zum Theil faserartig und sehr durchsichtig (ohne aber zu wirklichen Linsenfasern zu werden), und rücken allmählich in die Tiefe. Diese Verlagerung ist dadurch bedingt, dass vom Aequator aus in Folge des durch die Verletzung gesetzten Reizes sich neue Linsenfasern bilden, und allmählich vordringend jene Epithelmassen von der Oberfläche abdrängen. Substanzverluste in der Aequatorialgegend werden durch neugebildete Linsenfasern ausgefüllt; Wunden an der hinteren Fläche und Kapsel werden dadurch geschlossen, dass vom Aequator her eine zungenförmige Zellenwucherung dorthin stattfindet, den Defect ausfüllt und später durch Umwandlung zu Linsenfasern wird. Es zeigt sich also auch hierin, dass die äquatorialen Zellen, und zwar nur diese, die Fähigkeit haben, neue Linsenfasern zu bilden. Bei Entfernung der Linse und Zurückbleiben der Kapsel bildet sich aus der letzteren eine neue Linse, die etwas kleiner als die normale und, mit Ausnahme der Stelle der Kapselwunde, von fast regelmässiger Form ist (s. auch Entwickelung des Auges und Regeneration).

Zur Literatur.

Die Froschlinse ist mehrfach, wenn auch häufig nur beiläufig, Gegenstand der Untersuchung gewesen. Von älteren Autoren mögen genannt sein: Werneck (1834), C. Ritter (1866), F. J. v. Becker (1867), Zernoff (1867), Fubini (1876), Deutschmann (1877), und vor Allen Henle (1878, 1882). Henle gab die ausführlichste Schilderung. Die Verhältnisse der Kapsel, des Epithels, der Aufbau der Linsensubstanz aus einzelnen bandartigen Fasern, deren Gestalt, Verlauf, Verbindung und Entstehung sind in den wesentlichsten Punkten durch diese Arbeiten klargelegt worden. Neuerdings hat C. Rabl (1898), in seiner grossen Monographie über die Linse, auch die Anuren-, speciell die Froschlinse eingehend aufs Neue untersucht und ihren Aufbau aus radiären Lamellen, der auch bei den anderen Wirbelthierclassen sich findet, besonders betont und zur Geltung gebracht.

E. Der Glaskörper und das Strahlenbändchen. a) Der Glaskörper (Corpus vitreum).

E. Der Glaskörper und das Strahlenbändchen.

a) Der Glaskörper (*Corpus vitreum*).

Der Glaskörper nimmt den hinter und seitlich von der Linse bleibenden Raum der hinteren Bulbusabtheilung ein. Durch die Linse, die sich bei ihrer beträchtlichen Grösse weit in den hinteren Bulbusraum verwölbt, wird seine Ausdehnung sehr beschränkt: der Abstand zwischen der Linse und dem Augenhintergrund beträgt, wie schon erwähnt, etwa 1,5 mm. Die Linse bewirkt an dem Glaskörper die Bildung einer Grube (*Fossa hyaloidea*), die so tief ist, dass der ganze Glaskörper die Form einer tiefen, distalwärts weit offenen Schale mit dicker Wandung erhält. Der dem *Corpus ciliare* anliegende Theil des Glaskörpers begrenzt die Oeffnung der Schale und kann demnach als (distaler) Rand bezeichnet werden; die an die *Papilla optica* stossende Partie ist der (proximale) Pol (H. Virchow).

Bau des Glaskörpers.

Die Substanz des Glaskörpers besteht aus einem sehr feinen und spärlichen Faserwerk (*Stroma vitreum*), einem flüssigen Inhalt (*Humor vitreus*), der beim Anschneiden herausfliesst, und einer das Ganze umschliessenden Haut, *Membrana hyaloidea.* Letztere ist ferner der Sitz von zelligen Elementen und von reichlichen Gefässen.

1. *Stroma vitreum.*

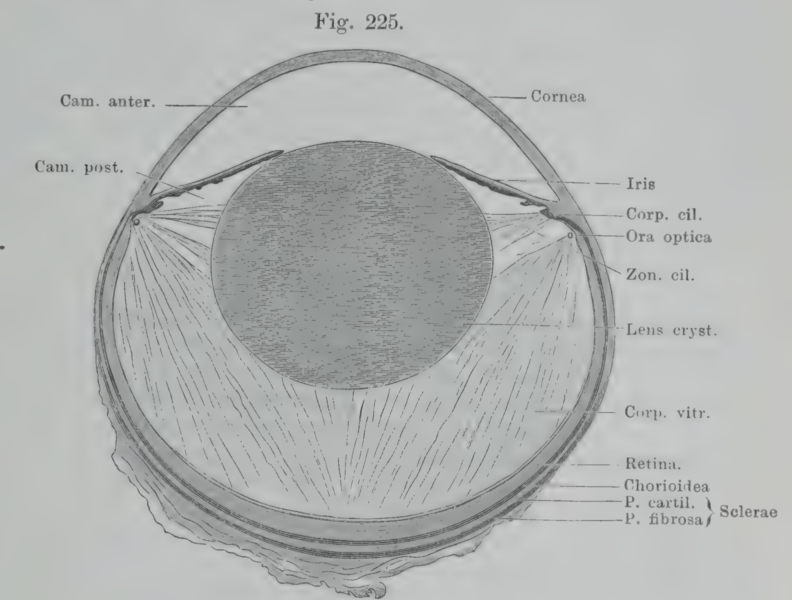
Das Stroma des Glaskörpers besteht aus einem sehr feinen Faserwerk, das, wie Retzius gezeigt hat, noch von einem System besonderer straff gespannter Fasern durchsetzt wird. Die letzteren strahlen von den Ringgefässen des Glaskörpers (die im Gebiet des *Orbiculus ciliaris* liegen) aus und lassen sich nach hinten bis zum Augengrunde verfolgen (Figg. 225, 230). Sie durchziehen in dieser Weise den ganzen Glaskörper, in ihm gewissermaassen ein Strickwerk bildend. An der *Membrana hyaloidea* inseriren sie mit dreieckigen Ansätzen, und zwar bald an Stellen, wo Blutgefässe in der Membran liegen, bald an Stellen zwischen solchen. Zwischen diesen glasartig und steif erscheinenden Fasern findet sich das feinfaserige Glaskörpergewebe, das sich auch in die *Spatia zonularia* zwischen die Fasern der *Zonula ciliaris* zu erstrecken scheint (Retzius).

Durchschneidet man den in Zenker'scher Flüssigkeit fixirten Bulbus und untersucht mit der Lupe unter Alkohol, so lässt sich das Stroma des Glaskörpers sehr leicht als eine lockere, feinflockige Masse erkennen. Der Versuch, es vollkommen mit der Pincette zu entfernen, führt auch zu der Ablösung der *Membrana hyaloidea* und der in ihr eingelagerten Gefässe.

2. *Membrana hyaloidea.*

Die *Membrana hyaloidea* ist eine feine, an der Oberfläche des Glaskörpers gelegene Membran, die der Retina eng und in frischem Zustande sehr fest anliegt, aber, wie eben schon bemerkt, sich nach geeigneter Behandlung gar nicht schwer von ihr trennen lässt. Sie enthält in sich Zellen und die Glaskörpergefässe eingeschlossen, und zwar Arterien, Capillaren und Venen. Die specielle Anordnung derselben ist später zu erwähnen.

Fig. 225.



Meridionalschnitt des Froschauges in Lupenvergrösserung. Nach G. Retzius.

Die leichte Loslösung der *Membrana hyaloidea* von der Retina ist schon vielfach beschrieben worden; Czerny (1867) und H. Virchow (1880) bewerkstelligten sie an Augen aus Müller'scher Flüssigkeit, Rouget (1873) mit Hülfe von carbolisirter Amniosflüssigkeit, Leboucq (1876) und Ranvier (1892) mit Drittelalkohol, S. Mayer (1886) mit 2 proc. Chloralhydrat. Die Existenz einer solchen selbständigen Membran kann somit nicht bezweifelt werden, doch bleiben noch manche Fragen zu beantworten übrig. Dahin gehört das Verhalten der Membran in den distalen Gebieten, speciell mit Rücksicht auf die oben erwähnte Vermuthung von Retzius. Ein weiterer strittiger Punkt ist das Verhältniss der *Membrana hyaloidea* zur *Membrana limitans interna* der Retina. Bezüglich dieser Frage geht die gewöhnliche Anschauung speciell für den Frosch dahin, dass hier beide Bildungen etwas Verschiedenes sind, und diese Anschauung wird neuerdings von de Waele auf Grund der Entwickelungsgeschichte gestützt. Ihr entgegengesetzt ist die von O. Schultze (1892), der beim Frosch nur eine einzige Membran gelten lässt, eben die gefässführende, bisher als *Membrana hyaloidea* bezeichnete. Diese ist aber nach O. Schultze's Auffassung nicht homolog der gleichnamigen Haut bei den Säugern, und gehört auch gar nicht zum Glaskörper, sondern sie ist thatsächlich die *Membrana limitans interna* der Retina. Als solche wäre sie gebildet durch die verschmelzenden inneren

Enden der Radialfaserkegel, und ihre Loslösung wäre also mit einer Zerreissung der Radialfaserkegel verknüpft und allein durch diese möglich. Die in sie eingelagerten Gefässe würden demnach zwischen den Radialfaserkegeln, somit innerhalb einer zur Retina gehörigen Schicht verlaufen, d. h. thatsächlich Retinagefässe sein, und der Ausspruch Hyrtl's, dass die Froschretina anangisch sei, erwiese sich als ein Irrthum. Der Unterschied gegenüber dem Verhalten bei den Säugern läge nur darin, dass die Gefässe beim Frosch auf die innerste Lage der Netzhaut beschränkt blieben und nicht einmal in die Nervenfaserschicht vordrängen. Wegen ihres Gefässreichthums könnte die bisher fälschlich Hyaloidea genannte Membran den Namen *Membrana vasculosa retinae* erhalten; damit wäre dann auch ihre Homologie mit der gleichnamigen Haut der Säugerembryonen ausgedrückt, die bei den letzteren Anfangs die Gefässe führt und leicht von der Retina gelöst werden kann, dann aber mit der Retina verschmilzt, während die Gefässe von ihr aus in die tieferen Retinaschichten einwachsen. Gegen diese Auffassung hat H. Virchow (1901) mehrere Gründe geltend gemacht, und, wie erwähnt, wird ihr auch von de Waele widersprochen, so dass die Frage einstweilen unerledigt bleibt.

3. Zellige Elemente des Glaskörpers.

Zellige Elemente sind im Glaskörper des Frosches vielfach beschrieben worden, doch enthalten die diesbezüglichen Angaben noch manche Widersprüche. H. Virchow (1901) theilt die Glaskörperzellen ein in A. fixe Zellen, B. Wanderzellen, bemerkt aber auch, dass die beiden Zellarten weitaus nicht gleich deutliche Unterschiede zeigen wie etwa bei den Fischen, bei denen sie leicht aus einander zu halten sind.

A. Fixe Zellen.

Als fixe Zellen des Froschglaskörpers betrachtet H. Virchow die oberflächlich, in der *Membrana hyaloidea* gelegenen Zellen, die Eberth (1871) zuerst beschrieben hat. Es sind, nach dem Letzteren, sternförmige platte Zellen mit runden Kernen und einem schmächtigen, in viele Ausläufer verlängerten Protoplasma; sie liegen vereinzelt zwischen den Blutcapillaren, und ihre Ausläufer hängen oft mit der Grundhaut derselben und den verzweigten Zellen derselben zusammen.

Die früheren Beobachter, die die verzweigten Zellen der Blutgefässwände (s. S. 857) für bindegewebiger Natur hielten, nahmen daher auch eine Identität derselben mit den Zellen zwischen den Gefässen an. S. Mayer, der für die musculäre Natur der Gefässwandzellen eintritt, betont besonders (1886), dass die zwischen den Gefässen gelegenen Zellen zwar mit der Gefässwand zusammenhängen können, aber von den sternförmigen Elementen der letzteren ganz verschieden sind.

Ranvier (1892) bestreitet den Bindegewebszellencharakter der von Eberth beschriebenen Elemente und hält sie für Clasmatocyten, d. h. umgewandelte Leukocyten.

B. Wanderzellen.

H. Virchow unterscheidet neuerdings beim Frosch zwei Formen von Glaskörperzellen, die nicht zu den fixen gehören, nämlich 1. gewöhnliche Leukocyten, und 2. grössere granulirte Zellen, deren Körnchen durch Anilinfarbstoffe lebhaft gefärbt werden, von dem typischen Aussehen der Mastzellen.

Hierher würden dann auch die von Ranvier als Clasmatocyten bezeichneten Elemente zu rechnen sein, mit langen Ausläufern versehene, aber unbewegliche Zellen, die nach Ranvier aus gewöhnlichen Leukocyten hervorgehen.

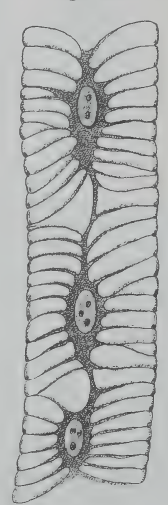
Virchow fand die genannten Zellen an der Oberfläche des Glaskörpers; Iwanoff (1868) giebt an, auch im Inneren desselben Leukocyten gefunden zu haben.

4. Gefässe des Glaskörpers (*Vasa hyaloidea*).

Auf der Oberfläche des Glaskörpers liegt ein reiches Gefässnetz, das aus der *A. hyaloidea* gespeist wird und seine venösen Abflüsse in die *V. hyaloidea* entsendet. Die Gefässe sind in die *Membrana hyaloidea* eingelagert; doch wird, wie H. Virchow hervorhebt, die später zu schildernde Ringvene häufig an der Innenfläche der genannten Haut und nur in tangentialer Berührung mit ihr getroffen. Functionell ist das genannte Gefässnetz wohl nicht nur für den Glaskörper, sondern auch für die Ernährung der Netzhaut bestimmt; ob auch anatomisch die Glaskörpergefässe der Netzhaut zuzurechnen und somit richtiger als Retinagefässe zu bezeichnen sind, wie O. Schultze will, ist eine sehr interessante, aber, wie schon erwähnt, wohl noch nicht spruchreife Frage (S. 856).

Auch in histologischer Beziehung bieten die Gefässe der *Membrana hyaloidea* des Froschauges ein interessantes Verhalten dar. Sie bilden das classische Object, an dem zum ersten Male durch Rouget 1873 das Vorkommen von glatten Muskelzellen an Blutcapillaren nachgewiesen wurde. Nach S. Mayer, der Rouget's in Vergessenheit gerathene Beobachtungen wieder zur Geltung gebracht und bestätigt hat, bestehen die Capillaren in der *Membrana hyaloidea*, die wegen der Durchsichtigkeit der Haut sich zu Untersuchungen besonders gut eignen, aus einer Endothelhaut, einer structurlosen Grundhaut und aus Muskelzellen, die discontinuirlich der Grundhaut aussen aufgelagert sind. An der Endothelhaut vermochten Golubew, Reich, Nussbaum durch *Argentum nitricum* Silberlinien nicht zu erzeugen. Doch konnte S. Mayer (1886) die einzelnen Zellen der Endothelhaut isolirt wahrnehmen, so dass jenes negative Ergebniss wohl damit zusammenhängt, dass an den Glaskörpergefässen „die zwischen den Zellen andernorts nachweisbare, die Silberlinien bedingende Substanz nicht vorhanden sei“.

Fig. 226.



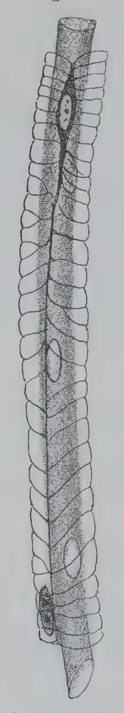
Grundhaut mit verzweigten Muskelzellen von einem kleinen Arterienzweig der Hyaloidea (Rana esculenta). Nach Rouget.

Das meiste Interesse bieten die Muskelzellen. Es sind nicht die gewöhnlichen spindelförmigen Elemente, sondern, wie Rouget schon beschrieb, Zellen mit zahlreichen Ausläufern, die sich öfters theilend das Gefässrohr ringförmig umgeben. Nach Rouget hängen die Ausläufer an der dem Kern entgegengesetzten Seite zusammen und ebenso beständen Anastomosen zwischen den Ausläufern benachbarter Zellen. Der Kern ist mit seiner Längsaxe nicht transversal gelagert, wie sonst in den Muskelzellen der Gefässe, sondern parallel zur Längsaxe der Capillare. Die geschilderten Elemente gehen nach den Arterien wie nach den Venen hin in die unzweifelhaften glatten Muskelfasern (von spindeliger Form und mit transversal gestelltem Kern) über, so dass an ihrer Identität mit glatten

Muskelzellen nicht zu zweifeln ist (S. Mayer). Nerven vermochten weder Ranvier noch S. Mayer in der *Membrana hyaloidea* nachzuweisen.

Die geschilderten Muskelzellen sind vielfach falsch gedeutet worden. Zuerst beschrieb Iwanoff (1868) an den Gefässen der Froschhyaloidea circumvasculäre Lymphräume, die netzförmig die einzelnen Gefässe umgeben. Durch Ausläufer sollen die circumvasculären Netze benachbarter Gefässe unter einander zusammenhängen. Ausführlicher werden die „adventitiellen Scheiden“ von Eberth behandelt (1871). Derselbe beschreibt sie an den stärkeren Capillaren der Hyaloidea als aus sternförmigen, dem Gefässrohr dicht anliegenden Zellen und deren feinen Ausläufern gebildet; nach den Arterien und Venen hin werde das circumcapillare Netz immer dichter, und bald trete an seine Stelle eine zarte kernhaltige Membran. Rouget unterschied an allen Gefässen der Hyaloidea (ausser dem Endothelrohr) eine structur- und kernlose Membran, sowie ein Netzwerk von Zellen und ihren Ausläufern, gab eine genaue Darstellung der letzteren und sprach sie mit Bestimmtheit als Muskelzellen an. Eine ähnliche Schilderung giebt auch Ranvier (1892), ohne Rouget's Darstellung zu kennen, und ohne eine musculäre Natur der Zellen zu vermuthen. Wie Rouget lässt auch Ranvier die Zellen innen von der besonderen structurlosen Haut liegen. Auch Zimmermann (1886) fasst die Zellen als Bindegewebszellen auf und lässt sie in besonderen Saftlücken an der Gefässwand anliegen, bestreitet dagegen die Existenz zusammenhängender perivasculärer Lymphräume, die Iwanoff angenommen hatte. Letztere werden neuerdings wieder von H. Virchow (1901) als thatsächlich vorhanden erklärt. Nach S. Mayer's Untersuchungen kann an der musculären Natur der eigenthümlichen verzweigten Elemente kein Zweifel mehr sein; ob unter ihnen wirklich ein besonderer Lymphraum besteht, wäre noch festzustellen.

Fig. 227.



Grundhaut von einer der kleinsten Capillaren, deren Endothelhaut sich in Folge Eindringens von Flüssigkeit zwischen beide Haute zurückgezogen hat. Nach Rouget.

Endlich sind an den Capillaren der *Membrana hyaloidea* Erscheinungen beschrieben worden, die für eine Neubildung von Capillaren noch beim erwachsenen Thier zu sprechen scheinen (Iwanoff, H. Virchow). Wie weit eine solche normaler Weise wirklich vorkommt, ist aber wohl noch nicht entschieden; dagegen schildert S. Mayer Bildungen, die zwar mit „Gefässsprossen“ Aehnlichkeit haben, aber sich rückbildende Gefässe darstellen. Es handelt sich um Gefässbrücken, d. h. solide Anhänge, die zwei benachbarte Gefässe unter einander verbinden, und in deren Aufbau die drei Componenten der normalen Gefässwandung — Zellhaut, Grundhaut, verästigte Zellen — in verschiedener Weise eingehen können.

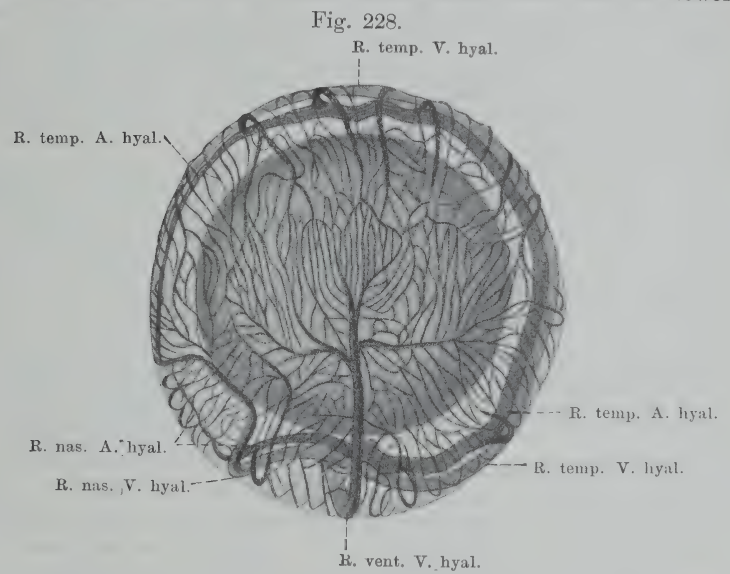
Die specielle Anordnung der Glaskörpergefässe wurde von H. Virchow eingehend verfolgt und gestaltet sich nach diesem folgendermaassen.

Die *A. hyaloidea* ist das Ende der *A. ophthalmica* und tritt von dem untersten Punkte des *Corpus ciliare* auf den Glaskörper über; an der gleichen Stelle nimmt die *V. hyaloidea* den entgegengesetzten Weg, um vom *Corpus*

ciliare aus in der *Lamina choriocapillaris* am ventralen Bulbusumfang proximalwärts zu verlaufen und mit den Wurzeln des ventralen Venensternes zur *V. ophthalmica* zusammenzufliessen (S. 793).

Die *A. hyaloidea* zerfällt, indem sie auf den Glaskörper übertritt, in zwei Aeste, einen nasalen und einen temporalen. Beide bilden auf der Oberfläche des Glaskörpers, um die Linse herum und ca. 0,5 mm von derselben entfernt, einen Ring und treffen sich an der nasalen Seite. Es nimmt demnach der nasale Ast nur ein Viertel, der temporale aber drei Viertel des Umfanges ein. Der nasale Ast giebt einen, der temporale sieben Zweige ab; alle Zweige treten unter rechten Winkeln aus und laufen proximalwärts auf der Oberfläche des Glaskörpers. Von den sieben Zweigen des temporalen Astes entsteht der erste zwischen der ventralen und temporalen Seite des Randes und correspondirt darin mit dem einzigen Zweig des nasalen Astes, weicht aber von ihm sowohl als

Fig. 228.



Gefässe des Glaskörpers, vom proximalen Pole und zugleich etwas von oben, aus dem rechten Auge eines grossen Frosches. (Durch Injection blauer Gelatine dargestellt.) Vergrössert 9 Mal. Nach H. Virchow.

von allen übrigen dadurch ab, dass er sich sofort in zwei Unterzweige theilt, die manchmal auch isolirt entspringen. Die sechs anderen Zweige des temporalen Astes finden sich auf der dorsalen Hälfte des Glaskörpers und gehen ein jeder in zwei gebogene Endgefässe aus einander. Je zwei der letzteren, auf einander zulaufend, bilden einen Spitzbogen; alle Endgefässe zusammen grenzen eine dorsale Randzone von der Polzone ab. Aus den Endgefässen gehen Aeste ab, die sich in Capillaren theilen. Das Ende des temporalen Astes am Rande ist nicht stärker wie ein Zweig und giebt wie ein solcher capillare Gefässe ab. Ebenso das Ende des nasalen Astes.

Die *V. hyaloidea* entsteht auf der Oberfläche des Glaskörpers aus drei Wurzeln, einer nasalen, einer temporalen und einer ventralen. Die nasale und die temporale entsprechen den gleichnamigen Arterienästen in so weit, als die nasale ein Viertel, die temporale drei Viertel von dem Umfange des distalen Glaskörperrandes einnimmt. Aber nur die temporale Vene läuft wirklich mit

der entsprechenden Arterie zusammen (wobei die Arterie der Linse näher liegt als die Vene), die nasale Vene hält sich dagegen in grösserer Entfernung von ihrer Arterie und entsteht weiter proximal auf dem Glaskörper, so dass dem venösen Ringe ein Viertel fehlt. Die nasale Vene kreuzt sich dabei mit dem Zweige des nasalen Arterienastes und liegt nach aussen von ihm. Genau an der temporalen Seite des Randes erhält die dort gelegene Randvene einen kräftigen Zufluss; sonst hat sie keine constanten Seitenwurzeln von grösserer Bedeutung. Die ventrale Venenwurzel ist die kräftigste; sie entsteht am Pole des Glaskörpers aus dem Zusammenfluss eines nasalen und eines temporalen Gefässes und erhält etwa in halber Länge noch einmal je einen nasalen und einen temporalen Zufluss. Gewöhnlich lassen auch die beiden Gefässe, aus denen die ventrale Wurzel entsteht, noch eine Vereinigung aus je zwei kleineren Gefässen bemerken. Besonders beachtenswerth ist aber ein Zufluss, der der Papille des Sehnerven anliegt und daher beim Ophthalmoskopiren in erster Linie auffällt: wenn man die Richtung der ventralen Wurzel selbst nach oben weiter verfolgt, so stösst man auf ein kurzes Stämmchen, welches in die temporale Unterwurzel kurz vor der Vereinigung mit der nasalen eingeht. (Die von Hirschberg gegebene Abbildung des Augenspiegelbildes, Fig. 229, zeigt diesen über die *Papilla nervi optici* hinwegziehenden Zufluss sehr schön.)

Das Capillarnetz, das zwischen die Arterien und die Venen eingeschaltet ist, ist an den einzelnen Stellen des Glaskörpers nach Anordnung und nach Dichtigkeit verschieden. Es ist am dichtesten am Pole und an der nasalen und temporalen Seite des Randes; weniger dicht zu beiden Seiten der ventralen Venenwurzel und am lockersten in der dorsalen und ventralen Hälfte der Randzone, besonders in der dorsalen.

In der Polzone verlaufen die Capillaren, die aus den Verzweigungen der dorsalen Arterienzweige hervorgehen, parallel von oben nach unten und bilden dann, indem sie sich in verschiedenen Abständen unter spitzen Winkeln verbinden, sich wieder theilen, wieder verbinden, ein selten durch Quercanäle unterbrochenes System langgezogener Maschen, welches in die venösen Zuflüsse der ventralen Vene übergeht.

Ganz im Gegensatze dazu ist das Capillarnetz im dorsalen und ventralen Theil der Randzone ausserodentlich locker, am lockersten im dorsalen Theil. Die Endzweige der arteriellen Aeste geben in diese Zone nur sehr spärliche Gefässe ab, aus denen sich ein Capillarnetz entwickelt, dessen Maschen ausserordentlich weit und unregelmässig rundlich sind. Daraus gehen feine, sehr verschieden dicht gestellte Venen hervor, die in die Randvenen übergehen. Wo Arterien und Venen sich überkreuzen, liegen die Venen aussen von den Arterien. An der nasalen und temporalen Seite der Randzone wird das lockere Gefässnetz durch ein an Dichtigkeit dem der Polzone gleichkommendes unterbrochen.

Endlich findet sich zu beiden Seiten der ventralen Venenwurzel ein Gebiet, das in Bezug auf Dichtigkeit eine Mittelstellung zwischen der Polzone und der dorsalen Randzone einnimmt und einen besonderen Charakter besitzt. Durch die beiden Zuflüsse, welche sich mit der ventralen Venenwurzel, der eine auf der nasalen, der andere auf der temporalen Seite, verbinden, werden diese Gebiete in je zwei Felder zerlegt, von denen die dem Pole zunächst liegenden auf drei Seiten von Venen, die an den Rand anstossenden auf zwei Seiten von Venen und auf der dritten von den Randgefässen begrenzt sind. In jedes dieser vier Felder tritt von der vierten offenen Seite eine Arterie. Die Maschen sind langgestreckt und der Arterie parallel. Gegen den Rand zu wird das Netz sehr locker und zuweilen vollkommen von dem Charakter der dorsalen Randzone.

Varianten in der Anordnung der Glaskörpergefässe sind sehr zahlreich; sie betreffen sowohl die grösseren Gefässe wie das Capillarnetz.

Zur Literatur.

Die Gefässe in der *Membrana hyaloidea* des Frosches sind wohl zuerst von Hyrtl (1838) auf Grund von Injectionspräparaten beschrieben worden. Nach Hyrtl wurden sie kurz erwähnt von Huschke (1844), dann sah sie Queckett (1852), hielt sie aber für Gefässe der hinteren Linsenkapsel, ein Irrthum, den v. Wittich (1855, 1860) berichtigte. 1866 machte Cuignet darauf aufmerksam, dass sie am lebenden Auge mit dem Augenspiegel zu sehen seien; Czerny theilt 1867 das Gleiche mit. Die ausführlichste und genaueste Darstellung verdanken wir H. Virchow (1881); die auf Injectionspräparaten beruhende Schilderung desselben wurde von Schleich (1885) auch ophthalmoskopisch bestätigt.

Ophthalmoskopische Untersuchung des Froschauges.

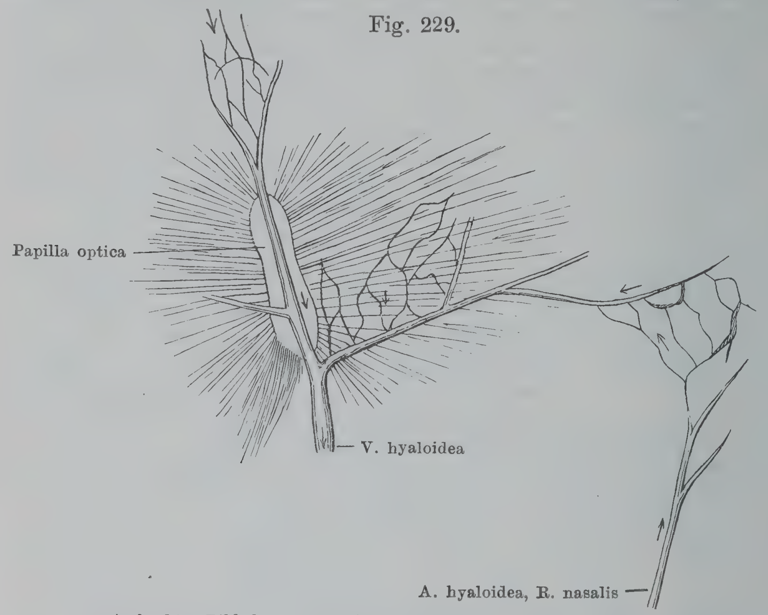
Ophthalmoskopische Untersuchung des Froschauges.

Das ophthalmoskopische Bild des lebenden Frosches ist wiederholt beschrieben worden (Cuignet, Czerny, Berlin, Hirschberg, Schleich); es gestattet nicht nur die Beobachtung des Gefässnetzes der *Membrana hyaloidea* im Augenhintergrunde, sondern auch die der Blutcirculation in demselben (Cuignet, 1866). Die ausführlichsten Schilderungen stammen von Hirschberg (1882) und Schleich (1885); letzterer giebt eine grosse bildliche Darstellung des gesammten Augenspiegelbildes. Nach den beiden genannten Autoren gestalten sich die Dinge in den Hauptsachen folgendermaassen; — bezüglich der in Betracht kommenden physikalischen Verhältnisse giebt die Arbeit von Hirschberg Auskunft. Der Augenhintergrund erscheint dunkelblaugrau (s. S. 823) mit einer von der *Papilla optica* ausgehenden, durch die Sehnervenfaserbündel bedingten leichten radiären Streifung. Zahlreiche, besonders in der Peripherie vorhandene, rosafarbene, zum Theil irisirende Flecke und weisse Pünktchen sind nach Hirschberg durch Lücken im Pigment bedingt; Schleich betrachtet dieselben als pathologisch. In der äussersten Peripherie nimmt der Augengrund einen röthlichen Farbenton an (Hischberg).

Die *Papilla optica* ist temporal vom proximalen Pol als helle längsovale Scheibe sichtbar, die etwas schräg von aussen oben nach innen unten gerichtet ist (Hirschberg), und von der die Sehnervenfaserbündel weit in die Netzhaut hineinstrahlen. Ueber die Papille hinweg und sie theilweise verdeckend verläuft ein dickes venöses Gefäss von oben nach unten: der auf S. 860 erwähnte Zufluss zu der ventralen Wurzel der *V. hyaloidea*. Das Gefäss fliesst mit einem von der temporalen Seite her kommenden zusammen zu einem die abwärts gehende Richtung weiter verfolgenden Stämmchen, das noch eine nasale Wurzel aufnimmt. In der Anordnung dieser Gefässe kommen häufig Varianten vor (Schleich); in dem von Hirschberg abgebildeten Falle erfolgt die Vereinigung des mittleren Zuflusses mit dem temporalen im Bereich der Papille, während die nasale Wurzel erst unterhalb der Papille dazutritt (Fig. 229 a. f. S.); in der Abbildung von Schleich vereinen sich alle drei Zuflüsse im Gebiete der Papille. Die aus den drei Zuflüssen gebildete ventrale Wurzel der *V. hyaloidea* wird nach abwärts dicker und nimmt dabei ausser kleineren Gefässen noch einen kräftigeren temporalen und nasalen Ast auf. An der unteren Peripherie des Bildes vereinigt sie sich dann mit einem von nasal herkommenden, halb so starken Stamm (Schleich), der nasalen Wurzel der *V. hyaloidea*. Auch die temporale Wurzel der *V. hyaloidea* ist an der äussersten Peripherie, temporal und oben, zu verfolgen; nur ihr letztes Stück nach dem Zusammenfluss mit den beiden anderen Wurzeln hin entzieht sich, wie die Abbildung bei Schleich lehrt, der Beobachtung. Von den

Arterien ist, laut Schleich, an der unteren Peripherie die Theilung der dicken *A. hyaloidea* in den dickeren temporalen und den dünneren nasalen Ast sichtbar; diese beiden können nebst ihren Aesten an der Peripherie verfolgt werden (der nasale Ast ist auch in der Fig. 229, nach Hirschberg, sichtbar).

Fig. 229.



Aufrechtes Bild des rechten Auges vom Frosch. Nach J. Hirschberg.

Benutzt wurde ein Exemplar, bei dem der nasale Ast der A. hyaloidea ziemlich nahe der Vene verlief. Die glitzernden Punkte des Augengrundes wurden fortgelassen; das Capillarnetz ist nur theilweise wiedergegeben. Die Pfeile bedeuten die Stromrichtung.

Die genaueren Einzelheiten, die Schleich beschreibt, entsprechen der Schilderung von H. Virchow. Das Capillarnetz überzieht den ganzen Augenhintergrund und bildet ein feines zwischen Arterien und Venen ausgespanntes Netz glänzender Fäden, das in der Gegend des hinteren Poles am dichtesten, an der Peripherie am weitesten ist. Die Maschenräume sind in der Gegend des hinteren Poles meist länglich, häufig parallel zu den arteriellen Gefässen, aus welchen sie hervorgehen. Dagegen zeigen in der Peripherie die Maschenräume alle möglichen unregelmässigen vieleckigen Formen (Schleich).

Das Strömen des Blutes ist in allen Gefässen mit so grosser Deutlichkeit zu erkennen, dass Cuignet erklärte: „Si la circulation n'était depuis longtemps reconnue, l'ophthalmoscope aurait l'honneur de la découvrir." Die Blutkörperchen erscheinen als kleine glänzende Scheibchen. Arterien und Venen erscheinen durch ihre Blutfüllung als rothe Bänder und sind an der Richtung des Stromes von einander zu unterscheiden: in der Arterie strömt das Blut vom dickeren Ende zum dünneren, in der Vene vom dünneren zum dickeren (Hirschberg). In den dickeren Gefässen sind ein rascher fliessender Axenstrom und eine langsamer sich bewegende Randschicht zu unterscheiden. Der Axenstrom ist in den Arterien breiter als in den Venen. Die Schnelligkeit des Stromes ist in den Arterien am grössten, in den Capillaren am geringsten, im Uebrigen in einem und demselben Gefäss zu verschiedenen Zeiten verschieden. Die Capillaren sind als feine, schmale, farblose glänzende Bänder erkennbar; die

Breite eines jeden wird fast ganz ausgefüllt von der eines einzelnen Blutkörperchen. Eine Umkehr des Stromes innerhalb einer Capillare wird im Allgemeinen nicht beobachtet, nur wenn zwei fast parallele Capillaren durch ein fast rechtwinklig eingepflanztes Verbindungsstück communiciren, sieht man in letzterem gelegentlich Umkehr des Blutstromes oder auch Ausschaltung desselben (Hirschberg). Schliesslich beschreibt Hirschberg noch ein sehr interessantes Phänomen in den Hauptvenenstämmen unterhalb der *Papilla optica*: wenn zwei Venenstämmchen sich vereinigt haben, verlaufen die beiden glitzernden Axenströme noch eine merkliche Strecke ungemischt neben einander, ja, wenn ein dritter Ast bald dazu kommt, kann man drei Axenströme innerhalb der rothen Blutsäule derselben Vene erkennen.

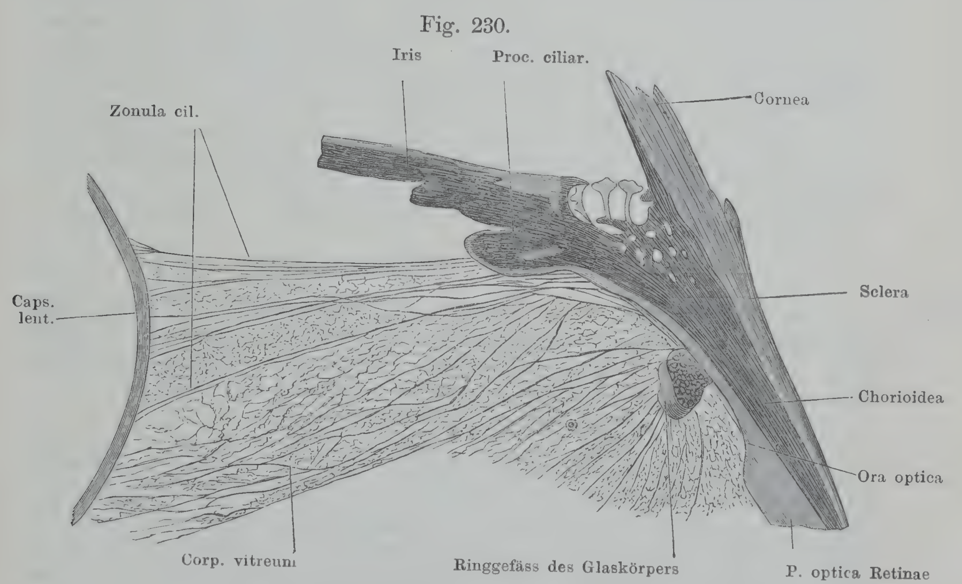
Die Wahrnehmbarkeit der Blutkörperchen beruht, wie Hirschberg auseinandersetzt, einerseits auf der beträchtlichen absoluten Grösse derselben, andererseits darauf, dass beim Frosch die Vergrösserung eine viel stärkere ist als beim Menschen für das aufrechte Bild

b) Das Strahlenbändchen *(Zonula ciliaris s. Zinnii).*

b) Das Strahlenbändchen (Zonula ciliaris s. Zinnii).

Die *Zonula ciliaris* bildet einen Fixationsapparat für die Linse und stellt in ihrer Gesammtheit scheinbar ein dünnes Häutchen von der Form eines platten Ringes dar, dessen äusserer grösserer Rand am *Corpus ciliare*, und dessen innerer kleinerer Rand am Aequator der Linse befestigt ist. Am fixirten Auge unter Alkohol mit der Lupe untersucht, erweist sie sich als verhältnissmässig resistenzfähig.

Fig. 230.



Partie von einem Meridionalschnitt des Froschauges. Nach G. Retzius.

Auf dem Querschnitt zeigt sich die Zonula als ein Faserbündel von der Form eines Dreiecks, das seine Spitze gegen die *Processus ciliares*, seine Basis

gegen die Linse kehrt. Es ist zusammengesetzt aus einer geringen Anzahl meist straff gespannter Fasern, *Fibrae zonulares*, die vom *Corpus ciliare* nach dem Linsenäquator ziehen, um sich dort sowohl vorn als hinten etwas umgebogen zu befestigen (Retzius). Die hintersten Fasern verlaufen in unmittelbarer Berührung mit der Vorderfläche des Glaskörpers (Angelucci). Nach Angelucci quellen die Fasern der Zonula sehr unbedeutend in Säuren wie in Alkalien und unterscheiden sich dadurch sowohl von den elastischen wie von den Bindegewebsfasern. Zwischen den Zonulafasern bleiben spaltartige Lücken (*Spatia zonularia*, „*Canalis Petiti*"), die nach vorn wie nach hinten hin offen sind.

F. Gefässe des Bulbus oculi.

F. Gefässe des *Bulbus oculi.*

Die Arterien des Bulbus sind Aeste der *A. ophthalmica*, die Theil II, S. 296 geschildert wurde. Noch bevor die Arterie den Bulbus erreicht, giebt sie die beiden für die Chorioidea bestimmten *Aa. ciliares* ab (S. 791), dann durchbohrt sie jenseits des Aequators die Sclera, erreicht die Chorioidea am *Corpus ciliare* und läuft in diesem vermittelst eines flachen Bogens nach abwärts zum untersten Punkte des Corpus (H. Virchow). Aus diesem Bogen treten die zwei *Aa. iridis* (S. 806) aus, der Rest der *A. ophthalmica* bildet die *A. hyaloidea*, die von dem untersten Punkte des *Corpus ciliare* auf die anliegende Stelle des Glaskörpers hinübertritt. Somit existiren im Froschauge: zwei *Aa. ciliares* für die Chorioidea, zwei *Aa. iridis* für die Iris und eine *A. hyaloidea* für den Glaskörper und die Retina. Sie wurden im Einzelnen an den betreffenden Stellen geschildert.

Die Venen des Bulbus gehen zum grösseren Theil in die *V. ophthalmica* (Theil II, S. 393), zum kleineren in die *V. orbito-nasalis* (Theil II, S. 392). Beide sind Wurzeln der *V. jugularis interna*. Zur *V. ophthalmica* vereinen sich eine *V. hyaloidea* (vom Glaskörper mit drei Wurzeln kommend) und der grosse ventrale Venenstern, der die Venen aus der grösseren ventralen Hälfte der Chorioidea, des *Corpus ciliare* und der Iris sammelt. In die *V. orbito-nasalis* geht die *V. bulbi oculi superior*, die mit ihren zwei Wurzeln das Blut aus der kleineren oberen Hälfte der Chorioidea, des *Corpus ciliare* und der Iris aufnimmt. Das specielle Verhalten ist oben geschildert.

Ueber die Lymphbahnen des Froschauges ist Sicheres nicht bekannt.

e) Zur Function des Froschauges.

e) Zur Function des Froschauges.

Dass das Sehvermögen der Frösche kein ganz schlechtes sein kann, lässt sich anatomisch schon aus dem Verhältniss der Grösse des Auges zur Körpergrösse schliessen und äussert sich in der Schnelligkeit der Bewegungen des Thieres, speciell bei der Nahrungsaufnahme (s. S. 764).

1. Helligkeits- und Farbensinn.

Versuche über den Helligkeits- und Farbensinn von *R. esculenta* stammen von V. Graber (1884); sie haben ergeben, dass der Frosch zu den dunkelholden oder lichtscheuen (phengo- oder leukophoben) Thieren gehört, sowie dass (was sich als Regel bei den leukophoben Thieren herausstellte) Roth seine absolute Lieblings-, Blau seine absolute Widrigkeitsfarbe ist. Beide Erscheinungen sind allerdings nicht so stark ausgesprochen wie bei manchen anderen Thieren, doch immerhin unverkennbar. In 30 Beobachtungen, die mit je 40 Fröschen angestellt wurden, ergab sich, dass Schwarz gegen Weiss im Mittelverhältniss

von 1,5 : 1 bevorzugt wurde, Roth gegen Blau mindestens im Verhältniss von 1 : 0,6, Roth gegen Grün wie 1 : 0,7 und Grün gegen Blau wie 1 : 0,6.

2. Refraction und Accommodation.

Ueber die Verhältnisse der Refraction und Accommodation des Froschauges hat zuerst Plateau (1866) eingehende Untersuchungen angestellt, neuerdings liegen darüber die Arbeiten von Hirschberg (1882) und Th. Beer (1898) vor. Plateau's Vorstellungen sind von Hirschberg eingehend kritisirt und als vielfach irrig nachgewiesen worden, dagegen besteht zwischen Hirschberg's und Beer's Ergebnissen in den wesentlichsten Punkten Uebereinstimmung. Diese wichtigsten Punkte sind im Folgenden zusammengestellt.

Was die Verhältnisse der Refraction anlangt, so stellt sich, da der Frosch ein amphibisch lebendes Thier ist, zunächst die Frage, wie sich bei ihm das Sehen in den beiden in Betracht kommenden Medien, Luft und Wasser, gestaltet. Die ophthalmoskopische Untersuchung hat gelehrt, dass das Froschauge in Luft höchstwahrscheinlich leicht myopisch ist. Der Grad der Myopie wird verschieden angegeben; Hirschberg bestimmte ihn auf $1/8$ bis $1/5$ im Zollmaass (= 5 — 8 Dioptrieen; Fernpunktsdistanz = 216 — 135 mm), lässt jedoch die Möglichkeit offen, dass sie etwas kleiner, und somit die Fernpunktsdistanz grösser sei, eine Ansicht, die Th. Beer bestätigt. Beer nimmt nur einen geringen Grad von Myopie an. Die Myopie überhaupt kann erklärt werden dadurch, dass sie dem Thier ermöglicht, seine Nahrung auf Sprungweite zu erhaschen (Beer).

Zur Ermittelung der Refraction stellt Hirschberg mit dem Augenspiegel auf die Sehnervenfaserausstrahlung am unteren Rande der Papille ein. Es ergiebt sich dabei regelmässig eine scheinbare Hypermetropie, die je nach der Grösse des Auges zwischen $1/8$ und $1/5$ Zoll (= 5 — 8 Dioptrieen) schwankt: d. h. das scheinbar von einem Punkte der Netzhautvorderfläche ausgehende Strahlenbündel verlässt das Froschauge divergent, in der Weise, als ob es von einem 8 bezw. 5 Zoll (216 bezw. 135 mm) hinter dem Froschauge gelegenen Punkte ausginge. Bei den grösseren (ungarischen) Fröschen ist jene scheinbare Hypermetropie etwas geringer ($1/8$ Zoll) als bei den kleineren gewöhnlichen ($1/5$ Zoll). Diese Hypermetropie ist eine scheinbare, da sie nur für die beim Augenspiegeln lichtreflectirende Netzhautvorderfläche, nicht aber für die beim Sehact in Betracht kommende lichtpercipirende Stäbchen- und Zapfenschicht bestimmt wurde. Wird die im Verhältniss zu der kurzen Sehaxe relativ beträchtliche Dicke der Netzhaut (0,2 mm) in Rechnung gezogen, so bleibt eine wirkliche Myopie von 8 — 5 Dioptrieen übrig. (Plateau hat einen noch viel höheren Grad der Myopie des Froschauges berechnet: Fernpunktsdistanz = 35 mm, ein Resultat, das Hirschberg für ganz unwahrscheinlich hält.) Beer fand, wie bemerkt, noch geringere Myopiewerte als Hirschberg.

In Wasser erweist sich das Froschauge als hochgradig hypermetropisch; Hirschberg bestimmte die Hypermetropie auf mehr als 16 Dioptrieen, Beer fand sogar mehr als 25 Dioptrieen. Der Grund liegt in dem Fortfall der Hornhautbrechung unter Wasser. Die Hornhaut hat nach Hirschberg im Pupillargebiet einen Krümmungsradius von etwa 4 bis 5 mm, die vordere Hauptbrennweite des brechenden Hornhautsystems ist 12 bis 15 mm. Dieser Factor fällt unter Wasser weg, da der Lichtbrechungscoëfficient des Wassers und der der Cornea etwa gleich gross sind. Da nun der Frosch in Luft myopisch ist, mit einer Fernpunktsdistanz von sicherlich nicht weniger als 135 mm, so wird durch den Fortfall der Hornhautbrechung diese Myopie nicht nur ausgeglichen, sondern muss sogar in eine sehr starke Hypermetropie verwandelt werden, da auch $1/_{135}$

gegen $^1/_{12}$ nur wenig in Betracht kommt. Die praktisch (durch Augenspiegelung unter Wasser) gefundenen Zahlen sind die oben angegebenen.

Die Hypermetropie des Auges im Wasser könnte nun vielleicht durch eine Accommodation ausgeglichen werden. Diese Accommodation müsste eine positive, d. h. eine Accommodation für die Nähe sein und könnte entsprechend den beiden im Thierreich überhaupt beobachteten Modis auf zwei Weisen stattfinden, entweder durch Krümmungsvermehrung oder durch Vorrücken der Linse gegen die Hornhaut hin. Beides ist thatsächlich aber beim Frosch nicht der Fall: seine Linsenkrümmung ist unveränderlich, und auch eine Ortsbewegung der Linse ist nicht zu constatiren. Es besteht somit, wie aus den Untersuchungen von Hirschberg und Th. Beer hervorgeht, eine Accommodation des Froschauges trotz des Vorhandenseins eines *M. ciliaris* (s. S. 798) weder für die Nähe noch für die Ferne. (Dieser letztere Punkt spricht nach Beer auch gegen eine starke Myopie des Auges in Luft, denn fast überall, wo sonst eine solche besteht, wie bei Cephalopoden und Knochenfischen, fand Beer eine Accommodation für die Ferne.) Dagegen wurde schon bemerkt (S. 799), dass Kröten, Tritonen, Salamander eine Accommodation für die Nähe besitzen, die so zu Stande kommt, dass die Linse bei Contraction des *M. ciliaris* in Folge der dadurch bedingten Drucksteigerung im Glaskörperraum nach vorn vortritt. Die Accommodationsbreite ist aber auch hier gering (niemals über 5 Dioptrieen) und keinesfalls ausreichend, um die beim Tauchen der Thiere unter Wasser auftretende Hypermetropie auszugleichen.

Das Ergebniss ist also, dass der Frosch, wenn er unter Wasser taucht, hochgradig übersichtig wird; zur Correctur der Hypermetropie steht ihm keine positive Accommodation zur Verfügung. Er wird somit unter Wasser stets nur undeutlich sehen können. Diese auf den ersten Blick auffallende Erscheinung wird, wie Th. Beer betont, verständlicher durch die Thatsache, dass der Frosch das Wasser (das zudem ja oft recht trübe ist) nicht als Jagdgrund, sondern nur als Zufluchtsort verwendet und auch dann nicht lange in ihm verweilt, sondern bald den Kopf wieder über die Oberfläche hervorhebt.

Für das Sehen auf dem Lande bedeutet das Fehlen der Accommodation natürlich auch einen Mangel der functionellen Leistungsfähigkeit des Auges. Hierzu bemerkt jedoch Hirschberg, dass auch ohne jede accommodative Linsenverdickung die Accommodationslinie beim Frosch länger sein muss als bei einem auf dieselbe Entfernung eingestellten Menschen, und zwar aus einem doppelten Grunde, einem dioptrischen und einem histologischen: die kurze Brennweite des dioptrischen Systems beim Frosch muss die Bilder der in ziemlich verschiedenen Entfernungen, vor und hinter seiner Fernpunktsebene, belegenen Gegenstände in eine kurze Strecke der Sehaxe zusammendrängen; die relative Breite der musivischen Elemente (s. S. 820) muss absolut grössere Zerstreuungskreise eines leuchtenden Punktes zulassen, ehe die Wahrnehmungsfähigkeit aufhört. Dazu kommt das von Beer hervorgehobene Moment, dass der Frosch nur nach Thieren schnappt, die sich bewegen; sein Sehen ist also weniger ein Formensehen als ein Bewegungssehen, für das eine scharfe Einstellung nicht so nöthig ist.

Das Auge des Frosches schliesst sich durch die starke Krümmung der Cornea und die Bedeutung, die die letztere dadurch als lichtbrechendes Medium gewinnt, den Augen der landlebenden Thiere an und muss aus demselben Grunde im Wasser in seiner Leistungsfähigkeit erheblich herabgesetzt werden. Der Frosch wird zwar in Luft Objecte in bestimmter Entfernung gut zu sehen vermögen, im Wasser dagegen nur undeutliche Bilder erhalten; die Annahme,

dass er als Amphibium in Luft und Wasser gleich gut sehen könne, ist nicht richtig. Der Mangel einer Accommodation setzt schliesslich auch der Leistungsfähigkeit des Auges in Luft gewisse Grenzen.

f) Zur Entwickelungsgeschichte des Augapfels. Regeneration.

f) Zur Entwickelungsgeschichte des Augapfels. Regeneration.

Die Entwickelung des Augapfels beim Frosch vollzieht sich nach dem für das Wirbelthierauge überhaupt gültigen Entwickelungsschema und kann hier nur ganz im Umriss, unter Hervorhebung einiger den Frosch speciell betreffender Punkte, skizzirt werden. Wie bei allen Amphibien spielt sich auch beim Frosch der grösste Theil der Entwickelungsvorgänge am Auge ausserhalb der Eihülle, postembryonal, ab (Schoebel); der Zustand des Auges zur Zeit, wo das Thier die Gallerthülle verlässt, um ein freies Larvenleben zu führen, ist ein sehr primitiver: der Augenstiel ist noch hohl, dagegen ist das Lumen der primären Augenblase fast völlig verschwunden, und das dickere eingestülpte Blatt des Augenbechers liegt dem dünnen Aussenblatt fast ganz an. Es besteht noch eine Augenblasenspalte, die Opticusfasern beginnen sich zu entwickeln, die Linse hat sich als hohles Bläschen vom Ektoderm abgeschnürt (Assheton, de Waele).

1. Primäre und secundäre Augenblase. Retina. *N. opticus.*

Wie bei allen Wirbelthieren bildet sich auch beim Frosch embryonal jederseits eine primäre Augenblase, die Anfangs durch den hohlen Augenstiel mit dem Zwischenhirn zusammenhängt. Die ersten Andeutungen der Augenblasenanlagen finden sich schon sehr frühzeitig, noch vor Schluss des Medullarrohres, vorn seitlich als zwei vertiefte Stellen in dem von den Medullarwülsten eingeschlossenen Gebiete [*Rana palustris* (?): Eycleshymer 1893; *Rana fusca*: Abbildungen von Kopsch, bei Keibel 1901]. Die Depressionen sind durch tiefe Pigmentirung ausgezeichnet, ihr Boden wird von einer Lage hoher Zellen gebildet, deren freie Kuppen von dem Pigment erfüllt sind (Eycleshymer). Diese Schicht repräsentirt aber nur die Deckschicht des Ektoderms der Medullarrinne; unter ihr findet sich die verdickte Sinnesschicht (Peter). Nach Schluss des Medullarrohres bilden die Anlagen nun zunächst noch zwei tief pigmentirte Nischen an den Seitenwänden des Rohres und stülpen sich dann erst zu den Augenblasen lateralwärts aus. Wie Peter beschrieben hat, tritt alsdann ein Zerfall der Deckschicht sowohl im Medullarrohr wie in den Augenblasen ein, wobei das Pigment in die Elemente der Sinnesschicht einwandert, doch ungleichmässig. Die Augenblase und ihr Stiel werden auf diese Weise einschichtig und ungleichartig pigmentirt: ältere Larven zeigen das eingestülpte Blatt der Augenblase fast pigmentfrei (Peter).

Die distale Wand der Augenblase verdickt sich und stülpt sich zugleich von lateral und ventral her gegen die proximale und dorsale Wand der Blase ein. So geht aus der primären Augenblase die secundäre Augenblase oder der Augenbecher hervor, dessen Höhle sich ventralwärts durch die Augenblasenspalte öffnet. Die Höhlung der primären Augenblase geht durch Aneinanderlagerung der beiden Blätter verloren. Auf den Augenstiel setzt sich die Einstülpung nicht fort; er bleibt noch etwas länger hohl, doch obliterirt später sein Lumen ebenfalls. Da, wo der Augenbecher an das Ektoderm anstösst, bildet sich aus diesem in noch zu erörternder Weise die Linse und lagert sich von lateral her in den Raum des Augenbechers ein, diesen Anfangs zum grossen Theil ausfüllend. Von ventral her tritt durch die Augenblasenspalte in den Raum des Augenbechers schon sehr frühzeitig ein Gefäss ein.

Dass die Umwandlung der Augenblase in den Augenbecher durchaus unabhängig von der Linsenbildung erfolgt, hat speciell für den Frosch Spemann (1901) nachgewiesen.

Die Augenblasenspalte schliesst sich später; der Schluss beginnt proximal und schreitet distalwärts fort. Nach Schluss der Spalte gehen das Aussen- und das Innenblatt des Augenbechers nur noch an dem freien, lateralwärts blickenden Rande des letzteren in einander über. Derselbe umgreift Anfangs den Aequator der Linse, wächst aber später nach dem vorderen Linsenpol hin aus; die von ihm begrenzte Oeffnung ist die Pupille.

Das Aussenblatt des Augenbechers bleibt einschichtig und wandelt sich zu dem Pigmentepithel um; an dem Innenblatt sondert sich zunächst die *Pars caeca* (Rabl) von der *Pars optica*: die *Pars caeca* ist der vor die Linse wachsende Bezirk des Augenbecherrandes, der zweischichtig bleibt und später an der Bildung der Iris und des *Corpus ciliare* Theil nimmt. In der grösseren proximalen Partie, der *Pars optica*, die sich durch Vermehrung der Zellen beträchtlich verdickt hat, differenziren sich die einzelnen Schichten der Retina, sowie die Müller'schen Radialfaserzellen. Schon frühzeitig zeigen sich nach Assheton in dem Innenblatt birnförmige Zellen, deren verjüngte Enden gegen das Lumen des Augenbechers hin gerichtet sind und sich in die Sehnervenfasern fortsetzen. Die letzteren verlaufen der Innenwand des (ventral noch offenen) Augenbechers eng anliegend ventralwärts zu dem Augenstiel und folgen diesem gegen das Gehirn hin. Bei Larven, die eben die Eihülle verlassen haben, sind die ersten Sehnervenfasern sichtbar. Die erste Differenzirung in Schichten wird nach Schoebel durch das Auftreten der inneren reticulären Schicht bedingt, die bald darauf (oder häufig auch zu gleicher Zeit) erscheinende äussere reticuläre Schicht vollendet die Zerlegung des Innenblattes in drei Zelllagen (Ganglienzellschicht, innere Körner, äussere Körner). Die erste Veranlassung zur Bildung der inneren reticulären Schicht scheint darin gegeben zu sein, dass die Elemente, die schon früher die Sehnervenfasern aussandten, auch einen nach aussen (d. h. gegen das Aussenblatt der Retina hin) gerichteten Fortsatz aussenden (Assheton). Bei 13 mm langen Larven von *Rana fusca* sind auch die Stäbchen und Zapfen an den äusseren Körnern in Ausbildung begriffen (Assheton). Die Differenzirung der Retinaschichten schreitet vom Pole des Augenbechers gegen die Peripherie hin vor (Babuchin).

Bei 13 mm langen Larven von *Rana fusca* sind in den centralen Partien des Augenbechers die Schichten der Retina bereits deutlich erkennbar, auch sind die Radialfaserzellen unterscheidbar (Assheton). Von nun an nehmen alle Schichten bis zum ausgebildeten Zustande an Dicke zu; am stärksten vom Augenblick der vollendeten Metamorphose an. Die Sehzellen mit den äusseren Körnern entwickeln sich rascher als die anderen Zellen der Retina und sind schon am Schluss der Metamorphose voll ausgebildet (Barbadoro).

Nach der Differenzirung der Retinaschichten erscheint auch nach de Waele die *Membrana limitans interna*, die aus der Verschmelzung der Füsse der Radialfaserzellen hervorgeht und von der *Membrana hyaloidea* verschieden ist.

N. opticus. Ueber das Schicksal des Augenstieles und die Bildung des *N. opticus* bei *Rana fusca* verdanken wir R. Assheton ausführliche Angaben, nach denen sich die Dinge folgendermaassen gestalten. Der Anfangs hohle Augenstiel obliterirt bei Kaulquappen von 10 bis 11 mm Länge, doch bleibt dicht neben dem Gehirn noch bis zum Stadium von etwa 40 mm ein kurzes Lumen bestehen. Die Zellen des Augenstieles verlieren weiterhin ihren Zusammenhang,

und die Fasern des Sehnerven, die Anfangs dem Stiel nur anliegen, drängen sich zwischen sie ein: dies ist wahrscheinlich in erster Linie eine Folge davon, dass der Abstand zwischen dem Auge und dem Gehirn sich vergrössert und dadurch der Zellstrang in einzelne Theile zerrissen wird.

Die Sehnervenfasern entstehen zum grössten Theil aus Nervenzellen der Retina und wachsen längs des Augenstieles zum Gehirn hin. Die ersten Fasern sind schon beim Ausschlüpfen des Thieres aus der Gallerthülle sichtbar. Sie entstehen von den schon erwähnten birnförmigen Zellen (Neuroblasten) der Retinaanlage, die mit ihrem verjüngten Ende gegen das Centrum des Augenbechers gerichtet sind; die Fasern gehen von diesem Ende ventralwärts und um den ventralen Rand des Augenbechers herum an den ventralen Umfang des Augenstieles, ziehen an diesem entlang medialwärts, wenden sich dann aber an den hinteren Umfang des Stieles, dringen hinter dem *Recessus opticus* in das Gehirn und treten in diesem auf die andere Seite, wo sie dorsal- und etwas rückwärts gerichtet zum Dach des Mittelhirns aufsteigen. Das Auswachsen der Fasern von der Retina gegen das Gehirn hin konnte Assheton verfolgen: bei 20 mm langen Larven haben die Fasern die entgegengesetzte Seite des Gehirns, bei 30 bis 40 mm langen Larven haben sie den *Lobus opticus* der Gegenseite erreicht.

Die Entwickelung von centrifugalen Fasern aus Zellen des Gehirnes ist beim Frosch bisher nicht direct beobachtet worden, muss aber aus den Verhältnissen des ausgebildeten Zustandes als thatsächlich erfolgend angenommen werden.

2. Die Linse.

Die Linse entsteht bei *Rana esculenta* und *R. fusca* aus dem Nervenblatt (der Sinnesschicht) des Ektoderms, ohne Betheiligung der Deckschicht (Remak, Barkau, Inouye, Corning, Peter), und zwar aus der gleichen Zone des Nervenblattes, aus der auch das Geruchsgrübchen und das Gehörbläschen sich entwickeln (Corning). Wie das letztere bildet sie sich durch einen Faltungsprocess der genannten Schicht. Es entsteht zuerst aus einer verdickten Stelle des Sinnesblattes, dort, wo die Augenblase an das Ektoderm anstösst (gegenüber dem oberen Rand des Augenbechers, Spemann), ein Becher, der lateralwärts offen ist, und über den die Deckschicht continuirlich hinwegzieht. Der Becher besteht aus cylindrischen Zellen, die dorsal und ventral in die cubischen Zellen des inneren Ektodermblattes übergehen, dorsal plötzlich, ventral mehr allmählich. Die Ausbuchtung schliesst sich zu einem hohlen Bläschen, an dem von vorn herein die mediale Wand höher ist als die aus cubischen Zellen bestehende laterale (Corning).

Die Bildung der Linse ist abhängig vom Contact zwischen Epidermis und Augenbecher. Erreicht der Augenbecher die Epidermis nicht, so bildet sich aus dieser auch keine Linse (Spemann).

Die nächsten Entwickelungsvorgänge der Linse sind von C. Rabl geschildert. Die Zellen der medialen Wand des Linsenbläschens wachsen zu Fasern aus, die unregelmässig concentrisch angeordnet sind; der Raum des Bläschens wird dadurch immer mehr verengt. Die Grenze der hohen Zellen resp. Fasern gegen das niedrige Epithel liegt von vorn herein nahe dem hinteren Linsenpol und rückt erst später langsam gegen den Aequator hin. Sehr bald tritt an der Epithelgrenze eine Anordnung der Epithelzellen zu regelmässigen meridionalen Reihen ein, was zur Folge hat, dass die Linsenfasern, die aus den so geordneten Zellen hervorgehen (— die Neubildung findet immer an der Epithelgrenze statt —), ebenfalls eine bestimmte Anordnung, zu radiären Lamellen, besitzen

müssen. Die Zahl der meridionalen Reihen ist Anfangs eine geringe, nimmt aber im Laufe der Entwickelung rasch zu. Dies hat aber nicht in Theilungen innerhalb der Reihen selbst seinen Grund, sondern in Theilungen und Verschiebungen der Zellen vor den meridionalen Reihen. Aus dieser Zone schieben sich die meridionalen Reihen vor. Dabei wird Verschiedenes beobachtet: entweder es schiebt sich zwischen zwei bestehende Reihen eine neue ein, oder es treten an die Stelle einer bereits bestehenden Reihe zwei neue, so dass dann eine Reihe gegen die Aequatorialzone hin sich spaltet, oder, was dasselbe ist, zwei Reihen sich gegen den Epithelrand hin zu einer einzigen verbinden. Beide Fälle haben eine Vermehrung der meridionalen Reihen zur Folge. Viel seltener kommt es vor, dass zwei Reihen gegen die Aequatorialzone hin durch eine einzige fortgesetzt werden, was eine Verminderung der meridionalen Reihen bedeutet. Auch sonstige Unregelmässigkeiten kommen vor. Die Anordnung der Zellen an der Epithelgrenze hat eine entsprechende Anordnung der Linsenfasern zur Folge. Da die Anordnung der Zellen zu meridionalen Reihen sehr früh eintritt, so ist die Zahl der Fasern, die keine regelmässige Anordnung besitzen (Centralfasern) sehr klein.

Die Umbildung der Epithelzellen zu Linsenfasern erfolgt nach Rabl folgendermaassen. Die Epithelzellen wachsen zunächst an ihrem äusseren, der Kapsel zugekehrten Ende in bandartige Fortsätze aus, alsdann wächst die Zelle auch an ihrem entgegengesetzten (vorderen) Ende aus, und beide Enden gehen in kolben- oder kegelförmige Anschwellungen über, von denen die hintere an die Kapsel, die vordere an die Unterfläche des Linsenepithels stösst. Die Längenzunahme der Fasern hört auf, sowie dieselben mit ihren Enden die beiden Linsennähte erreicht haben. Damit ist aber nicht bloss das Längen-, sondern auch das Dickenwachsthum der Fasern beendigt. Sobald die Fasern mit beiden Enden die Nähte erreicht haben, schwinden die Kerne.

Die Linsenkapsel betrachtet Rabl als eine von den Linsenzellen ausgeschiedene Basalmembran; dieselbe Anschauung vertritt de Waele. Dagegen beschreibt Schoebel eine Entstehung der Linsenkapsel aus der die Linse schon von ihrer Bildung an umgebenden Mesodermlamelle.

3. Glaskörper, *Membrana hyaloidea*, *Zonula ciliaris*, Innengefässe des Bulbus.

Wie oben erwähnt, tritt schon frühzeitig ein Blutgefäss am proximalen Ende der Augenblasenspalte in den Raum des Augenbechers hinein und verlässt denselben wieder am distalen Ende der Spalte (de Waele). Innerhalb des Bulbusraumes giebt es einen Zweig ab, der aufsteigt und den Raum zwischen der Linse und dem oberen Umschlagsrand des Augenbechers wieder verlässt. Beim Schluss der Augenblasenspalte, der proximal beginnt und distalwärts fortschreitet, wird der Eintritt des Gefässes distalwärts verschoben, der obere Zweig obliterirt. Die *A. ophthalmica* (diese geht aus dem Gefäss hervor) tritt dann in der Gegend des *Corpus ciliare* in den Bulbus ein, und die *V. ophthalmica* verlässt ihn in der Nähe des Arterieneintritts. Schon auf sehr jungem Stadium findet de Waele in den Gefässmaschen innerhalb des Augenbechers Bindegewebszellen, die er als ersten Anfang der *Membrana hyaloidea* betrachtet. Letztere wäre also danach mesodermalen Ursprungs.

Die Entwickelung des Glaskörpers beim Frosch wird von den bisherigen Untersuchern ebenfalls als vom Mesoderm ausgehend geschildert. Schon Barkau (1866) beschreibt, dass durch die Augenblasenspalte Zellen von aussen her in den Raum der secundären Augenblase, hinter der Linse, einwachsen, und ver-

muthet, dass von ihnen die Bildung des Glaskörpers ausgeht. Die gleiche Anschauung äusserten auch Schoebel und de Waele (1902). Bei Larven fünf Tage nach dem Ausschlüpfen, wenn die Augenblasenspalte noch offen ist, treten im Glaskörperraum schon einige Fasern auf (de Waele). Auch die *Zonula ciliaris* führt de Waele auf die gleiche Herkunft zurück, als Differenzirung im vordersten Theil des Glaskörpers und der *Membrana hyaloidea.*

Die Möglichkeit einer ektodermalen, von der Retina ausgehenden Bildung des Glaskörpergewebes, wie sie für andere Wirbelthierclassen, aber auch für Urodelen beschrieben wird, ist für den Frosch speciell bisher noch nicht discutirt worden.

4. *Tunica vasculosa, Tunica fibrosa.*

Gefässhaut und Faserhaut gehen aus den das Auge umgebenden Mesodermmassen hervor; ihre Differenzirung zu besonderen Lagen ist am Schlusse der embryonalen Entwickelung im Beginn, findet aber hauptsächlich erst in einem späteren Stadium statt (Schoebel). Am complicirtesten sind die Vorgänge in den distalen Gebieten beider Häute, d. h. bei der Bildung der Cornea, sowie der Iris und des *Corpus ciliare.* Als erste Andeutung einer Mesodermschicht zwischen dem Ektoderm und der von ihm abgeschnürten Linse findet de Waele eine structurlose subektodermale Schicht; Mesodermzellen folgen ihr, von der Peripherie her vordringend, sehr rasch nach. Auf die Frage nach der Herkunft der structurlosen Schicht giebt de Waele keine Antwort. Die Mesodermzellen breiten sich nach der weiteren Schilderung von de Waele in einfacher Lage zwischen Ektoderm und Linse aus, lösen sich aber dann von der letzteren los; sie bilden die bindegewebige Grundlage der Cornea. In dem sie bedeckenden Ektoderm tritt (am fünften Tage nach dem Ausschlüpfen) eine Aufhellung ein, das Pigment wird lückenhaft und schwindet ganz. Dieser Vorgang ist, nach Spemann, wie die Bildung der Linse, zeitlich abhängig von der normalen Entwickelung der Augenblase. Er tritt nur ein, wenn unter der Haut ein Auge mit Linse liegt: das Auge muss einen bestimmten Grad der Entwickelung erreicht haben, um die Aufhellung auszulösen.

Der Spalt, der zwischen der Linse und der Anlage der Cornea entstanden ist, ist die erste Andeutung der vorderen Augenkammer.

Noch geraume Zeit nach der Geburt liegt die Linse zwischen dem freien ringförmigen Rande des Augenbechers (Schoebel). Dann wächst dieser vor die Linse vor und bildet so die erste Irisanlage, nach deren Erscheinen auch das Innenblatt der *Pars caeca retinae* pigmentirt gefunden wird (Schoebel). Dem Rande des Augenbechers folgen an seiner Aussenfläche Mesodermzellen, die die bindegewebige Grundlage der Iris zu bilden bestimmt sind. Schon bei jungen Larven findet Schoebel ein *Lig. pectinatum.* Auch am Aufbau des *Corpus ciliare* betheiligen sich die Randpartie des Augenbechers sowie Mesoderm; genauer ist die Bildung bisher nicht verfolgt. Es scheint eine sehr späte Bildung zu sein (Schoebel).

Der *M. sphincter iridis* geht, wie Herzog (1902) festgestellt hat, aus dem Epithel am Umschlagsrande der secundären Augenblase hervor, ist also eine ektodermale, der Augenblase direct entstammende Bildung, wie das für den *Sphincter pupillae* bei Vögeln und Säugern zuerst durch M. Nussbaum (1899) festgestellt worden ist. Das erste Auftreten des Muskels findet sich bei etwa 30 mm langen Larven von *Rana esculenta* und ist hier durch eine Wucherung der Epithelzellen in der Gegend der Uebergangsstelle beider Blätter repräsentirt. Die die Sphincteranlage darstellende Wucherung ist nur auf verhältnissmässig

wenigen Schnitten zu finden (s. oben die Bemerkung über den Sphincter des erwachsenen Frosches).

Angaben über die Entwickelung des *M. ciliaris*, sowie des *M. dilatator pupillae* beim Frosch fehlen noch.

Regeneration des Auges und seiner Theile.

Versuche, die Regeneration des Auges und seiner Theile betreffend, sind bei Fröschen bisher in geringerem Umfange ausgeführt worden als bei den Urodelen. G. Wolff (1895), der zielbewusst bei Urodelen die Linse entfernte und darauf ihre Neubildung aus dem Epithel der *Pars iridica retinae* beobachtete, hat die gleichen Experimente auch an Fröschen wiederholt. Doch zeigten sich hier andere Resultate: die Frösche bringen keine normal regenerirte Linse zu Stande, sondern nur Missbildungen, welche, gänzlich unbrauchbar, bald durch Staarbildung zerfallen und aufgelöst werden. Eine genauere Darstellung der Art, wie diese Missbildungen entstehen, steht noch aus.

An den Larven von Fröschen vermochte Röthig keine Erfolge zu erzielen, wohl aber glückte dies W. Kochs (1897) bei *Rana fusca*. Es gelang dem Genannten, die Linse zu extrahiren und ihre Regeneration zu beobachten. Die neue Linse soll sich in derselben Weise bilden, wie es von Wolff für Triton beschrieben ist. Allerdings hat Kochs die einzelnen Vorgänge dabei nicht verfolgt. Ein Auge, an dem eine Linsenextraction gemacht ist, bleibt gegen das normale Auge des Thieres sehr im Wachsthum zurück; Vorfall auch nur einer kleinen Menge von Glaskörpersubstanz bewirkt, dass das Auge phthisisch zu Grunde geht; ein völlig zerstörtes Auge regenerirt sich nicht.

Ueber die Regeneration der Urodelenlinse s. die Arbeiten von Colucci, G. Wolff, Fischel.

3. Hülfsorgane des Auges.

3. Hülfsorgane des Auges (Organa oculi accessoria).

Zu den Hülfsorganen des Auges gehören a) die Augenmuskeln, b) der *Apparatus lacrimalis*, c) die Augenlider und die Bindehaut, d) endlich die ganze Orbita, in deren Umwandung noch ein besonderer für die Bewegungen des Auges wichtiger Muskel eingeht.

a) Muskeln des Augapfels.

a) Muskeln des Augapfels (*Musculi oculi*).

Die in der Umgebung des Augapfels gelegenen und für seine Bewegung bestimmten Muskeln sind zweierlei Art. Die grössere Mehrzahl von ihnen sind Augenmuskeln im engeren Sinne, d. h. sie gehören durchaus dem Augapfel an und inseriren an ihm; innervirt werden sie von den Augenmuskelnerven, *N. oculomotorius*, *N. trochlearis* und *N. abducens*. Ihnen gegenüber steht ein Muskel (*M. levator bulbi*), der ursprünglich einen Skeletmuskel darstellt, aber in Folge der Nachbarschaft des Auges in den Dienst des letzteren getreten ist und nun einerseits auf den Bulbus selbst, andererseits auf die Nickhaut wirkt. Auch seine Innervation durch den *N. trigeminus* stellt ihn den eigentlichen Augenmuskeln gegenüber. Er wird, da

er an der Begrenzung der Orbita einen wesentlichen Antheil besitzt, bei der Orbita geschildert werden; hier sind die eigentlichen Augenmuskeln zu betrachten.

Die eigentlichen Augenmuskeln können functionell in zwei Gruppen getheilt werden: solche, die den Bulbus zu drehen, und solche, die ihn in toto ventralwärts zu ziehen bestimmt sind. Die Gruppe der Drehmuskeln zerfällt noch in zwei Untergruppen, die vier geraden (*Mm. recti superior*, *inferior*, *medialis*, *lateralis*), die vom hinteren inneren Winkel der Orbita aus an den Bulbus herantreten, und die zwei schiefen (*Mm. obliqui superior* und *inferior*), die in der vorderen inneren Ecke der Orbita liegen und von hier auf den Bulbus ausstrahlen. Die Rückzieher des Bulbus werden durch drei kräftige Muskeln gebildet, die als drei Portionen eines einheitlichen *M. retractor bulbi* beschrieben werden. Auch dieser Retractor tritt von hinten innen her an den Bulbus, er schliesst sich also topographisch den vier geraden Drehmuskeln an und bildet mit ihnen den sogen. Augenmuskelkegel. Dabei liegt er innen von den letzteren, d. h. er bildet gewissermaassen einen, und zwar ziemlich vollständigen, Innenkegel, um den herum der von den vier geraden Muskeln gebildete unvollständigere Aussenkegel liegt. Er soll in Folge dessen im Anschluss an die vier geraden Muskeln beschrieben werden.

Fig. 231.

Augenmuskeln von R. esculenta, nach Entfernung des Bulbus und der Harderschen Drüse, von aussen. (Hinter dem Ursprung des M. rectus medialis ist das For. des N. oculomotorius und der A. carotis sichtbar.)

1. *M. rectus superior.*

1. M. rectus superior.

Der *M. rectus superior* ist ein zweiköpfiger Muskel. Das *Caput superficiale* entspringt schmal am Frontoparietale dicht vor dem *M. pterygoideus* im hinteren inneren Winkel der Orbita und strahlt stark verbreitert an den oberen und temporalen Umfang des Bulbus, etwas distal vom Aequator, aus. Mit ihm vereinigt sich das *Caput profundum*, das in langer Linie von der knorpeligen Schädelseiten-

wand kommt. Die Ursprungslinie beginnt am caudalen Umfang des *Foramen opticum* und steigt oberhalb dieses Foramens am vorderen Umfang des *M. pterygoideus* nach vorn und aufwärts. Der lange und schmale Muskelbauch liegt dicht hinter der *Portio posterior* des *M. retractor bulbi*, unmittelbar dorsal vom *N. ophthalmicus*, deckt das *Foramen trochleare* nebst dem Anfang des *N. trochlearis* von aussen her und tritt von unten zu dem *Caput superficiale*, mit dem er sich vereinigt.

Inn. *R. superior N. oculomotorii.*

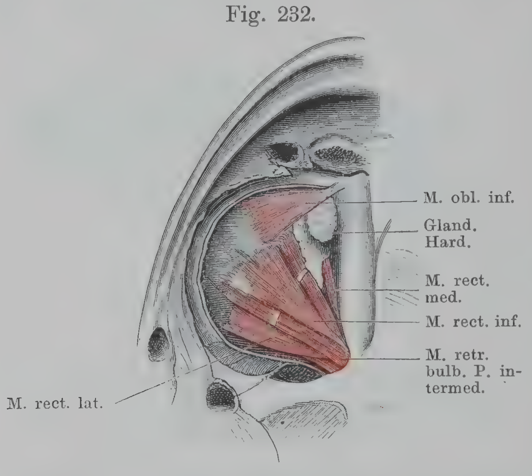
Wrkg. Der Muskel wird den Bulbus nach aufwärts drehen; da er von hinten kommt, dürfte die Drehungsaxe nicht genau senkrecht zur Augenaxe liegen, sondern schräg, mit ihrem temporalen Ende nach vorn abweichend.

2. M. rectus inferior.

2. *M. rectus inferior.*

Entspringt mit dünner und platter Sehne von der knorpeligen Schädelseitenwand ventral von dem hinteren Umfang des *Foramen opticum*, unmittelbar über dem lateralen Rande des Parasphenoids. Der Ursprung liegt ventral und etwas nach vorn von dem des *M. rectus medialis*, dorsal von den Ursprüngen des *M. retractor bulbi.* Der Muskel tritt zunächst dorsal über die *Portio anterior* des *M. retractor* nach vorn, kommt am medial-vorderen Rande derselben zum Vorschein und wendet sich dann lateralwärts auf ihre Ventralfläche. Ueber diese hinweg läuft er lateral- und vorwärts, wobei er sich rasch verbreitert, und strahlt dann breit fächerförmig an den ventralen Umfang des Bulbus aus, distal von der *Portio intermedia* des *M. retractor bulbi.* Die dünne Insertionspartie deckt die Austrittsstelle der *V. ophthalmica* aus der Sclera von ventral her. Die Fasern des hinteren Randes gelangen nicht bis an die Sclera, sondern hören vorher auf, und der Muskel wird hier durch ein kleines dünnes dreieckiges Sehnenblatt, durch das die Fasern des *M. retractor* hindurchschim-

Fig. 232.



Augenmuskeln von Rana esculenta, von unten. Zweimal vergrössert. Membrana orbito-temporalis mit dem M. levator bulbi abgetragen.

mern, bis an die Sclera fortgesetzt. Das Sehnenblatt geht in die Fascie über, die den *M. retractor* bedeckt, der *M. rectus inferior* selbst erscheint an der Stelle, wo es beginnt, etwas verdickt.

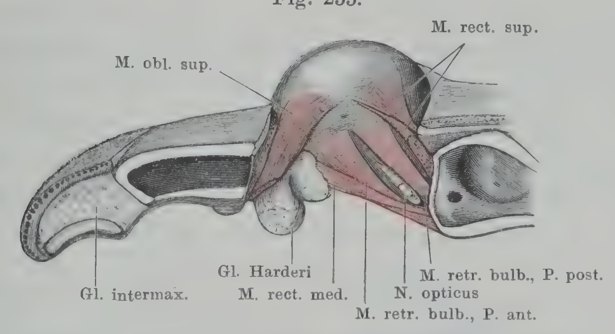
Inn. *R. inferior N. oculomotorii.*
Wrkg. Dreht den Bulbus abwärts.

3. *M. rectus medialis.*

3. M. rectus medialis.

Ist ein langer dünner Muskel, der am medialen Umfang des Bulbus in sehr versteckter Lage liegt. Er entspringt mit dünner, fadenförmiger Sehne an der knorpeligen Schädelseitenwand vor dem

Fig. 233.



Augenmuskeln von R. esculenta, nach Entfernung der medialen Orbitalwand von innen. Zweimal vergrössert. Die Ursprünge des M. obliquus sup. und des Caput profundum M. rect. sup. sind durchgeschnitten.

Foramen oculomotorium (dorsal und etwas nach hinten von dem Ursprung des *M. rectus inferior*) und läuft ventral vom *N. opticus* nach vorn, um mit einer sehr dünnen und schmalen Sehne vorn am medialen Umfang des Bulbus anzusetzen, unmittelbar vor der Insertion der *Portio anterior* des *M. retractor bulbi.*

Der laterale Umfang des Muskels liegt in seiner ganzen Länge der *Portio anterior* des *M. retractor bulbi* an; nur ganz vorn, dicht hinter dem Ansatz, drängt sich die Nickhautsehne zwischen dem *Rectus medialis* und dem Bulbus hindurch. Zur Harder'schen Drüse verhält sich der Muskel so, dass er erst dorsal von dem hinteren Zipfel, weiter vorn aber an der lateralen Seite derselben liegt und sich hier tief in die Substanz der Drüse eindrängt.

Inn. *R. inferior N. oculomotorii.*
Wrkg. Dreht den Bulbus nasalwärts.

4. *M. rectus lateralis.*

4. M. rectus lateralis.

Entspringt, am meisten ventral von allen geraden Augenmuskeln, mit sehr dünner Sehne am Seitenrande des Parasphenoids, dicht vor dem Winkel, in dem der Querschenkel dieses Knochens mit dem Längsschenkel zusammenstösst. Der Ursprung liegt in der Haupt-

sache ventral von dem der *P. posterior* des *M. retractor bulbi*, doch schliessen die Ursprünge der *Portio posterior* und der *Portio intermedia* des Retractor auch noch ventral von dem Ursprung des *Rectus lateralis* zusammen. Zwischen diesen beiden hervorgetreten, läuft dann der Muskel ventral von der *P. posterior* des Retractor lateralwärts und setzt sich breit ausstrahlend am ventralen und temporalen Umfang des Bulbus an, distal vom *M. retractor.*

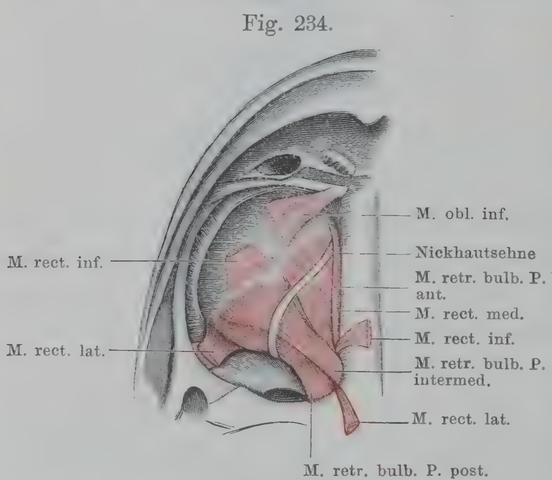
Inn. *N. abducens.*
Wrkg. Dreht den Bulbus temporalwärts, aber wohl auch etwas ventralwärts.

5. M. retractor bulbi.

5. *M. retractor bulbi.*

Der *M. retractor bulbi* ist ein sehr kräftiger fleischiger Muskel, der aus drei Portionen besteht: *Portio anterior*, *P. intermedia* und *P. posterior.* Scharfe Grenzen zwischen denselben bestehen allerdings nicht immer. Die Zerlegung ist meist eine etwas künstliche. Der Muskel in seiner Gesammtheit bildet einen Hohlkegel, dessen Spitze in dem Winkel des Parasphenoids, und dessen Basis am Bulbus liegt. Der Kegelmantel ist nur am medialen Umfang unterbrochen durch eine von der Spitze zur Basis verlaufende Spalte, die der *N. opticus* benutzt, um zum Bulbus zu treten. Sie findet sich zwischen der *P. anterior* und *P. posterior* des Muskels (Fig. 233).

Fig. 234.



Augenmuskeln von R. esculenta, von unten. Der M. rectus inferior und der M. rectus lateralis sind durchgeschnitten und zurückgelegt, um den M. retractor bulbi freizulegen. Die Harder'sche Drüse ist entfernt. (Medial vom Ansatz des M. rectus inferior ist die Austrittsstelle der V. ophthalmica aus dem Bulbus sichtbar.)

Die *Portio anterior* entspringt am Parasphenoid, in dem Winkel, der durch den Längs- und Querschenkel desselben gebildet wird, medial und vor der *Portio posterior*, dorsal von der *P. intermedia.* Die Hauptverlaufsrichtung der Fasern geht nach vorn. Die dorsalen Fasern laufen ventral von dem Opticus vorwärts und steigen dann vor demselben, dem Bulbus eng anliegend, auf, um am medialen

Umfang des letzteren zu inseriren. Sie kommen zur Berührung mit den Fasern der *P. posterior.* Die mehr ventral gelagerten Fasern inseriren am ventralen Umfang des Bulbus, hinter der Insertion des *M. obliquus inferior.*

In kurzer Entfernung hinter der Insertion läuft über die Ventralfläche des Muskels, quer zu seiner Faserrichtung, die Nickhautsehne hinweg. Sie liegt subfascial und ist durch Bindegewebe fest mit dem Muskel verbunden, schnürt diesen auch etwas ein, doch setzen die Fasern nicht an ihr an.

Die *Portio intermedia* ist die am meisten ventral gelegene Portion; sie entspringt am Seitenrande des Parasphenoids, vor dem Winkel desselben, ventral von der *Portio posterior*, in die sie ohne scharfe Grenze übergeht, dicht vor dem *M. rectus lateralis.* Ihre Fasern umgeben die scharfe ventrale Kante der *Portio anterior*, laufen in der Hauptsache lateralwärts und etwas nach hinten, wenig nach vorn und inseriren in langer Linie am ventralen Umfang des Bulbus, auch auf den caudalen übergreifend. Die Insertion wird bedeckt von den Ansätzen des *Rectus lateralis* und des *Rectus inferior.* Auch über die Ventralfläche der *Portio intermedia* läuft quer die Nickhautsehne hinweg, in die oberflächlichen Lagen derartig eingewebt, dass von hinten kommende Fasern an ihr inseriren und distalwärts ziehende an ihr entspringen. Eine Entfernung der Sehne ist daher ohne Verletzung des Muskels nicht möglich. Einige Bündel des Muskels bedecken die Sehne gewöhnlich von der Ventralseite.

Nach Manz (1862) findet ein Ansatz von Muskelfasern an der Nickhautsehne nicht statt; ich habe denselben aber doch in mehreren Fällen hinlänglich deutlich wahrgenommen.

Die *Portio posterior* entspringt dickfleischig in dem Winkel, der von beiden Schenkeln des Parasphenoids gebildet wird, und auch noch von dem Querschenkel desselben, und strahlt auseinanderfahrend an den ventralen, hinteren (temporalen) und medialen Umfang des Bulbus aus. Die ventralen Partieen liegen dorsal von der *Portio intermedia* und erstrecken sich ziemlich weit nach vorn. Die zum medialen Bulbusumfang ziehenden laufen schräg von hinten her dorsal über den *N. opticus* hinweg nach vorn; ihr ventraler Rand kommt zur Berührung mit den medialen (dorsalen) Fasern der *Portio anterior.* Die Nickhautsehne kreuzt die Fasern der *Portio posterior*, doch setzen letztere nicht an ihr an.

Inn. *N. abducens.*

Wrkg. Der *M. retractor bulbi* zieht den Bulbus ventral-, caudal- und medialwärts und übt einen entsprechenden Zug an der Nickhautsehne aus, der

es bedingt, dass in dem Augenblick, wo der Bulbus herabsinkt, die Nickhaut in die Höhe steigt (s. Nickhaut).

6. M. obliquus superior.

6. *M. obliquus superior.*

Entspringt fleischig im vorderen inneren Winkel der Orbita, am lateralen Umfang des Ethmoideum, sehr tief ventral. Von hier steigt er aufwärts und strahlt breit fächerförmig von vorn innen her auf den dorsalen Umfang des *Bulbus oculi* aus.

Der Muskel liegt dem medialen Umfang der Harder'schen Drüse an und gelangt über die abgerundete hintere Kante derselben an den Bulbus.

Inn. *N. trochlearis.*

Wrkg. Dreht den Augapfel um seine Axe so, dass sein höchster Punkt nasal- und ventralwärts gekehrt wird, und zieht den Bulbus herab.

7. M. obliquus inferior.

7. *M. obliquus inferior.*

Entspringt mit schmaler dünner Sehne unmittelbar ventral von dem vorigen und etwas weiter vorn: am medialen Ende des *Os palatinum.* Von hier zieht er breiter werdend, aber platt, nach hinten und aussen und strahlt fächerförmig an den ventralen Umfang des *Bulbus oculi* aus.

Er liegt unter der *Glandula Harderi*, unmittelbar auf dem *M. levator bulbi.*

Inn. *R. ventralis* des *N. oculomotorius.*

Wrkg. Ist bezüglich der Drehung des Bulbus Antagonist des vorigen Muskels, dreht also den Bulbus um seine Axe so, dass der höchste Punkt temporalwärts herabrückt, und zieht ausserdem den Bulbus nach vorn innen.

b) Der Thränenapparat.

b) **Der Thränenapparat** ***(Apparatus lacrimalis).***

Zum Thränenapparat gehören: Die Harder'sche Drüse und der Thränennasengang.

Die Harder'sche Drüse.

Die Harder'sche Drüse (*Glandula Harderi*).

Der Körper der Harder'schen Drüse, der im medial-nasalen Winkel der Orbita liegt, hat im Ganzen die Form einer dreiseitigen Pyramide. Die Basis derselben liegt ventral, hauptsächlich auf dem *M. obliquus inferior*, die eine (vordere) Seite legt sich an die Vorderwand der Augenhöhle, die zweite (mediale) an den *M. levator bulbi* und den *M. obliquus superior*, die dritte, caudal- und lateralwärts blickende ist leicht concav und liegt dem medial-vorderen Umfang des Augapfels an. Die mediale Kante ist sehr stark abgerundet, von ihrem Fusspunkte aus steigt der *M. obliquus superior* derartig schräg über

die mediale Drüsenfläche in die Höhe, dass die Pyramidenspitze lateral und vor ihm bleibt. Er bewirkt auf der medialen Fläche einen schrägen Eindruck, der auch über die hintere Kante hinweggeht. Letztere ist im Uebrigen abgerundet, im Gegensatz zu der lateralen (an der Vorderwand der Orbita gelegenen), die zugeschärft ist und sich bis an den Conjunctivalsack (zwischen Bulbus und Nickhaut) lateralwärts vorschiebt. Von der medial-vorderen Ecke der Basis dringt ein rundlicher dicker Fortsatz zwischen den beiden *Mm. obliqui* ventral-medialwärts und kommt so unter die Schleimhaut des Mundhöhlendaches in den *Sinus basilaris* zu liegen (Fig. 239 a. S. 898). Ausserdem setzt sich die Drüsenbasis in eine dünne Platte fort, die dem medial-ventralen Umfang der Orbita (dem *M. levator bulbi*) anliegend nach hinten sich ausdehnt. Zwischen diesen beiden Fortsätzen schneidet von hinten und von ventral her eine tiefe Furche ein, die durch den vorderen Rand des *M. levator bulbi* bewirkt wird und sich auch auf die mediale Fläche fortsetzt (Fig. 233). Die lateral-caudale Fläche der Drüse liegt nur vorn der Sclera unmittelbar an, weiter hinten liegt sie an der *Portio anterior* des *M. retractor bulbi*, und auch der *M. rectus medialis* lagert sich der lateralen Fläche der Drüse sowie deren hinterer Fortsetzung an und drängt sich sogar in deren Substanz tief hinein. Ein hinterster Zipfel der Drüse setzt sich verschieden weit caudalwärts am ventralen Rande des *M. rectus medialis* fort.

Die Drüse besteht aus verästelten Schläuchen, die zum Teil selbstständig in den vordersten Winkel des Conjunctivalsackes ausmünden, und zwar unterhalb der Falte, die durch die subconjunctival verlaufende Nickhautsehne gebildet wird; der grössere Theil von ihnen aber vereinigt sich zu einem ziemlich weiten Ausführungsgang, der am vorderen Umfang des inneren Conjunctivalsackes subconjunctival nach aussen zieht, in das Innenblatt des unteren Lides eintritt, in diesem dicht unter dem Epithel der inneren Conjunctiva eine kurze Strecke weit caudalwärts verläuft und dann auf seiner inneren Conjunctivalfläche unterhalb des Abganges der Nickhaut in den inneren Conjunctivalraum ausmündet.

Piersol erwähnt nur die letztere Ausmündung, aber nicht die zuerst genannte; Sardemann spricht von der Mündung der Drüse überhaupt nicht.

Feinerer Bau. Die Drüse wird auf ihrer Oberfläche von einer dünnen bindegewebigen Hülle umgeben. Auf dem medial-ventralen Fortsatz, der zwischen den beiden *Mm. obliqui* an die Mundschleimhaut dringt, verschmilzt dieselbe innig mit der *Membrana orbito-temporalis* (s. Orbita). Durch Bindegewebe, das mit dieser Hülle zusammenhängt und in dem zahlreiche Gefässe verlaufen, werden

im Innern der Drüse die gewundenen verästelten Drüsenschläuche von einander getrennt. Letztere bestehen aus einer dünnen *Membrana propria* und einer einfachen Lage hoher Cylinderzellen, die um das verhältnissmässig weite Lumen des Schlauches herumstehen. Verschiedenheit des Aussehens der Zellen je nach der physiologischen Phase beschreibt Piersol (1887): sind die Zellen mit Secret gefüllt, so erscheinen sie zwar immer noch sehr hoch, aber doch breiter und niedriger als im entleerten Zustande; ihr Protoplasma ist von vielen Secretkügelchen durchdrungen, und die in Hämatoxylin stark färbbaren Kerne liegen an der *Membrana propria*; ist dagegen die Drüse entleert, so sind die Zellen noch höher und mehr cylindrisch, in ihnen zeigt sich ein zartes, aber deutliches Protoplasmanetzwerk, die Kerne sind rundlicher und in Hämatoxylin schwächer färbbar.

Im vorderen Theil der Drüse findet sich ein grosser, unregelmässig gestalteter Raum, die Centralhöhle oder der Sammelraum (Piersol), in den der grösste Theil der Drüsenschläuche einmündet, und der sich andererseits in den Ausführungsgang fortsetzt. Er ist mit einem niedrigen (übrigens in seiner Form variablen) Cylinderepithel ausgekleidet, zwischen dessen Zellen Piersol auch Becherzellen beschreibt, und von einer bindegewebigen *Membrana propria* umgeben. Der Sammelraum setzt sich in den weiten Ausführungsgang fort, der ebenfalls mit einem niedrigen Cylinderepithel ausgekleidet ist. In der Umgebung des Sammelraumes und des Ausführungsganges finden sich spindelförmige Elemente mit länglichen Kernen, die ich für glatte Muskelzellen halte. Besonders zwischen dem Ausführungsgang und der Wand des Conjunctivalraumes bilden sie ein dickes Lager, dessen einzelne Elemente mit ihren Längsaxen der Richtung des Ausführungsganges parallel gestellt sind.

Das Secret der Harder'schen Drüse, über dessen Natur Genaueres nicht bekannt ist, wird in den inneren Conjunctivalraum (s. unten) entleert und dürfte wohl dazu dienen, das leichte Gleiten der Nickhaut am Bulbus zu ermöglichen. Durch die Nickhautbewegungen muss es über die ganze freie Bulbusoberfläche verteilt werden. Um zu den Mündungen des Thränennasenganges auf dem unteren Lid zu gelangen, muss es zunächst in den äusseren Conjunctivalraum (bei retrahierter Nickhaut); als bewegende Kraft kommt hierbei in erster Linie die Schwere in Frage, da die fraglichen Mündungen an der tiefsten Stelle des unteren Lidrandes liegen.

Thränennasengang.

Der Thränennasengang (*Ductus nasolacrimalis*).

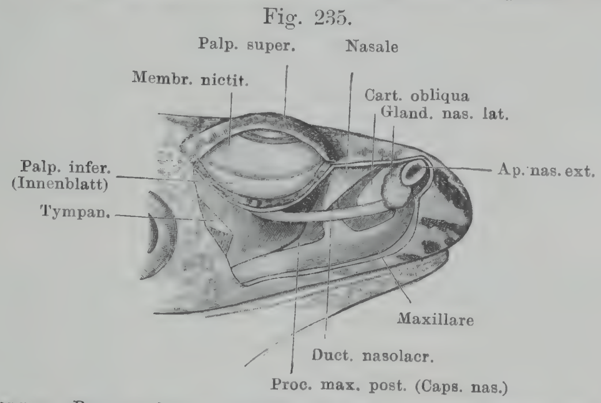
Der Thränennasengang beginnt mit zwei feinen Röhrchen, die sich hinter einander am freien Rande des unteren Lides, und zwar an der tiefsten Stelle desselben öffnen. Die Mündungen, die mit der Lupe meist (oft schon durch ihre Pigmentlosigkeit) gut zu erkennen sind, liegen etwa 1 mm aus einander, die vordere entspricht dem tiefsten Punkte des Lides oder liegt etwas dahinter. Der aus der Vereinigung beider Röhrchen entstandene Gang zieht als dickwandiger Canal subcutan nach vorn zum *Cavum medium* der Nasenhöhle, in das er einmündet (S. 633). Dabei tritt er (Fig. 235) erst über das untere Ende des Nasale, dann über die Aussenfläche des *Planum terminale cartilaginis obliquae* hinweg, liegt hier ventral von der äusseren Nasen-

drüse und mündet endlich in den lateralen Winkel des *Cavum medium* der Nasenhöhle von hinten her aus. (Siehe die Figg. 139 bis 145 auf S. 626 u. ff.)

Bei emporgezogener Nickhaut, wobei das untere Lid verstrichen ist, liegen die beiden Mündungen des Thränennasenganges ganz in der Ebene der äusseren Haut.

Bau. Die dicke Wandung des *Ductus nasolacrimalis* baut sich aus drei Schichten auf. Das Epithel ist ziemlich hoch und lässt vor Allem schmale cylindrische Elemente erkennen; einen Flimmerbesatz vermag ich nicht zu sehen, doch war der Erhaltungszustand der mir vorliegenden Präparate nicht tadellos,

Fig. 235.



Thränennasengang von Rana esculenta. Die Nickhaut ist emporgezogen, ebenso das Innenblatt des unteren Lides. Das Hautblatt des unteren Lides ist hart am Hautrand des Lides abgetragen; der Rand selbst mit den Oeffnungen des Thränennasenganges ist erhalten.

so dass ich die Existenz vergänglicher Flimmerhaare auch nicht positiv abstreiten möchte. Piersol beschreibt Flimmerhaare in der nasalen Hälfte des Canales und zwischen den Flimmerzellen hier und da Becherzellen. Auch Born lässt den Gang von Flimmerepithel ausgekleidet sein. Am Grunde der hohen Zellen findet sich noch eine zweite Lage von Kernen, die vielleicht einer besonderen Schicht von Zellen angehört; doch kann dies noch nicht mit Bestimmtheit behauptet werden. Aussen von dem Epithel folgt zunächst eine dünne Lage von circulär verlaufenden Fasern mit platten, concentrisch angeordneten Kernen und dann die äussere dickste Schicht, die in der Hauptsache aus Bündeln feiner Bindegewebsfibrillen, ähnlich dem *Stratum compactum* der Haut, besteht. Die Bündel erscheinen auf Querschnitten des Ganges theils quer, theils längs getroffen und durch Lücken von einander getrennt. Kerne liegen ihnen nur sehr spärlich an. Zwischen diesen groben Faserbündeln finden sich zahlreiche, aber stets vereinzelte spindelförmige, manchmal verzweigte Zellen, die in der Hauptsache radiär gestellt sind, mit ihrem einen Ende an die Epithelschicht heranreichen, mit dem anderen an der äusseren Grenze der Canalwandung aufhören. Der Kern ist länglich gestaltet. Auf Querschnittsbildern fallen diese Elemente sehr deutlich auf; auch Piersol hat sie beschrieben und abgebildet. Was ihre Natur anlangt, so glaube ich sie für glatte Muskelzellen halten und den perforirenden glatten Muskelzellen des Coriums gleichstellen zu müssen. In der That geht an den Mündungen des Thränennasenganges das *Stratum compactum* des unteren Augen-

lides in die dicke Bindegewebeschicht des *Ductus nasolacrimalis* über, und die spindelförmigen Zellen der letzteren gleichen den glatten Muskelzellen in den *Fibrae perforantes* durchaus. Die dünne subepitheliale Lage des *Ductus nasolacrimalis* würde dann dem *Stratum spongiosum* entsprechen. Nach aussen hin geht die Bindegewebeschicht des *Ductus nasolacrimalis* in das Bindegewebe der Umgebung über; durch das Aufhören der radiären Spindelzellen und andere Anordnung der groben Fibrillenbündel erscheint der Gang auf Querschnitten aber doch leidlich gut begrenzt. Eine besondere fibröse Grenzschicht, wie Piersol sie beschreibt, finde ich nicht.

Die physiologische Rolle der radiär gestellten Zellen, die ich für contractile Elemente halte, ist leicht vorzustellen. Ihre Contraction muss eine Erweiterung des Ganglumens zur Folge haben, die eine ansaugende Wirkung auf den Inhalt ausüben muss. Wie oben erwähnt, liegen die Mündungsstellen des Thränennasenganges an der tiefsten Stelle des unteren Lides, so dass das Secret der Harder'schen Drüse wohl durch die Schwere bis zu ihnen gelangen kann. Zur Aufnahme des Secretes in den Gang ist aber eine andere Kraft nicht vorhanden, so dass eine Einrichtung zur Erweiterung des Ganges und damit zur Ansaugung des Secretes geradezu als Nothwendigkeit erscheint. Das Gleiche gilt aber auch für die Weiterbeförderung des Secretes, da der Thränennasengang ziemlich genau horizontal verläuft, ja bei der sitzenden Haltung des Thieres sogar gegen die Nase hin aufsteigt.

Zur Entwickelung. Die Entwickelung des Thränennasencanals ist von Born, der den Gang auch entdeckt hat, beschrieben worden. Die erste Bildung des Canals fällt danach bei *Rana esculenta* in der Regel mit dem Auftreten der ersten Verknorpelungen in der Umgebung der Riechsäcke zusammen und besteht in einer Einwachsung der untersten Schicht der Epidermis in das Corium, an der *Apertura nasalis externa*. Der eingewachsene Epithelstreif verlängert sich nach dem Auge hin und schnürt sich dann von vorn her von der Epidermis ab. Dabei bleibt er vorn immer in Zusammenhang mit dem Epithel des Naseneinführungsganges, während er hinten unter dem Auge durch zwei divergirende Epitheleinsenkungen mit der Epidermis in Verbindung bleibt. Bald wird auch ein Lumen in ihm deutlich. Das nasale Ende des Canals senkt sich endlich, immer längs des Naseneinführungsganges, so tief herab, dass es an den seitlichen Blindsack gelangt und fortan von dessen äusserer Wand abgeht (s. S. 677).

Die Ausmündung des Thränennasenganges am unteren Lid soll sich nach Born sowie nach Piersol bei Larven anders verhalten als bei erwachsenen Thieren. Doch divergiren die Angaben beider Forscher; Born findet die Ausmündung bei einer Rana in der Metamorphose an der inneren Seite des Lides, bei älteren Thieren aber mehr der Aussenseite genähert, Piersol dagegen findet gerade bei jungen Thieren den Thränencanal an der äusseren freien Hautfläche, oft ziemlich weit vom Lidrande entfernt, bei älteren dagegen am freien Lidrande. Diese verschiedenen Befunde erklären sich vielleicht dadurch, dass das untere Lid gar keine permanente unveränderliche Bildung ist, sondern eine Hautfalte, die sich bei den verschiedenen Stellungen des Auges und der Nickhaut in verschiedener Weise bildet.

Die Idee von Born und Solger (Born 1883), dass der Thränennasencanal vielleicht auf einen Schleimcanal, wie solche bei Fischen bestehen, zurückzuführen sei, sieht Piersol darin bestätigt, dass bei einem jungen Bombinator im Laufe des Canales seitliche Aeste eine freie Verbindung zwischen dem Canal und der äusseren Hautfläche bildeten.

c) Die Augenlider (Palpebrae) und die Bindehaut (Conjunctiva).

c. Die Augenlider (Palpebrae) und die Bindehaut (Conjunctiva).

I. Allgemeine Anordnung. Bewegungen der Lider.

I. Allgemeine Anordnung. Bewegungen der Lider.

Die oberflächliche Lage des Augapfels unter der Haut hat eine innige Verbindung der letzteren mit der ihr zugekehrten Oberfläche des Bulbus im Gefolge. Im Gebiet der Cornea geht die Haut in den Aufbau der letzteren so völlig ein, dass der integumentale Antheil der Cornea nicht mehr von den anderen zu trennen ist. In der Umgebung der Cornea ist dagegen die Vereinigung eine weniger innige, der Hautüberzug ist gut als solcher erkennbar, und nur seine Structur ist etwas modificirt: er bildet die Bindehaut oder Conjunctiva des Augapfels. Der Uebergang derselben in die unveränderte Haut erfolgt unter Bildung von Falten, den Lidern, deren drei unterschieden werden: das obere Lid am oberen Umfang des Augapfels, das untere Lid und die Nickhaut am unteren Umfang.

1. Das obere Augenlid (*Palpebra superior*).

1. Das obere Augenlid.

Als oberes Augenlid wird die ganze Hautparthie bezeichnet, die von dem oberen Orbitalrand an nach aussen den dorsalen Umfang des Augapfels deckt. Nur ihr freier, etwa 1 mm breiter Rand hat den Charakter einer Duplicatur, d. h. nur unter ihn stülpt sich die Conjunctiva herunter, der breitere mediale Theil bildet gleichsam eine Ergänzung der Orbita (Fig. 236). Der freie scharfe Rand des Lides reicht bei weit offenem Auge etwa bis zu dem die Cornea umgebenden Pigmentring, so dass dieser selbst frei liegt; das nasale und das temporale Ende des Lides steigen bis zur Mitte der Orbitahöhe herab. Am freien Lidrande beginnt das Conjunctivalblatt, das sich der Innenfläche (d. h. der Unterfläche) des Lides in der schon genannten Breite von 1 mm anlegt und dann auf den Augapfel übertritt. Hier setzt es in kurzer Entfernung vom oberen Rande des pericornealen Ringes an. So kommt der obere blinde Abschluss des Conjunctivalsackes (*Fornix conjunctivae superior*) zu Stande. Das obere Lid besitzt keine eigene Beweglichkeit, macht aber die Bewegungen des Augapfels mit; es wird also mit diesem gehoben und gesenkt. Bei stark gesenktem Bulbus schiebt sich der freie Nickhautrand unter den freien Theil des oberen Lides herunter.

Die Haut des oberen Lides beginnt am *Annulus periorbitalis* und ist mit diesem innig verwachsen (s. Orbita). Im Gebiete des breiteren medialen Lidabschnittes ist sie von dem dorsalen Umfang des Bulbus durch zwei Lymphsinus, den *Saccus supraorbitalis* und den *Sinus supraocularis*, getrennt

(Fig. 236a und b). Beide Sinus wurden im II. Theil (S. 469 und 496) geschildert. Der *Saccus supraorbitalis* liegt direct unter der Haut, der *Sinus supraocularis*

Fig. 236 a.

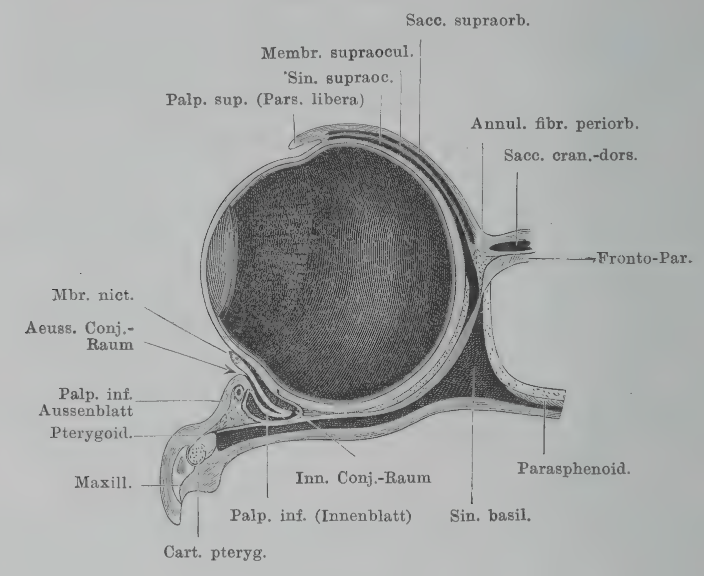
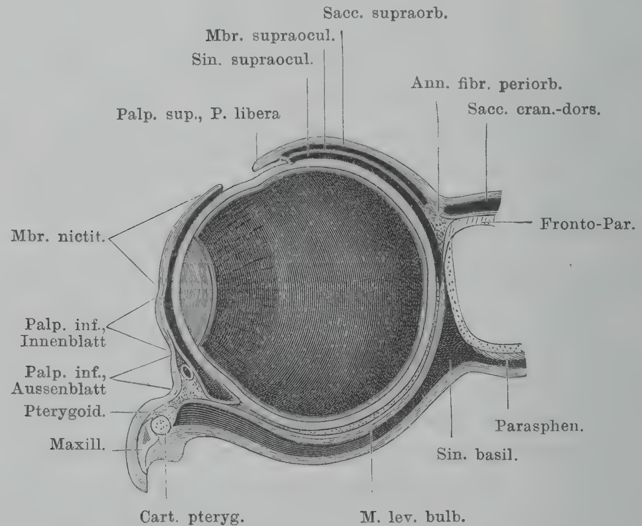


Fig. 236 b.



Schematische transversale Verticalschnitte durch die Augengegend, um das Verhalten der Nickhaut und des unteren Lides zu zeigen. a) Bei retrahirter Netzhaut und prominentem Bulbus. b) Bei emporgezogener Nickhaut und zurückgezogenem Bulbus. Die Nickhaut ist **nicht maximal** gehoben, sonst müsste ihr oberer Rand unter dem oberen Lid liegen.

bespült den dorsalen Umfang des *Bulbus oculi*. Getrennt werden beide Räume durch die *Membrana supraocularis*, die medial, vorn und hinten am *Annulus*

fibrosus periorbitalis entspringt und mit ihrem lateralen Rande an der Sclera ansetzt, da, wo auf diese die Conjunctiva übertritt.

Im Gebiet des freien lateralen Lidtheiles ist die Haut fest mit der Conjunctiva verwachsen, so dass ein Verstreichen dieses freien Theiles des oberen Lides nicht möglich ist. Er stellt also eine permanente unveränderliche Bildung dar. Dagegen ist die Uebergangsparthie der Conjunctiva vom Lid auf den Bulbus schlaff und wegen der Beziehung ihrer Rückseite zu den Lymphräumen verschieblich. Daher verhält sie sich je nach der Stellung des Augapfels verschieden: bei stark prominirendem Bulbus wird sie aus der Tiefe hervorgezogen und lagert sich auf die Sclera am oberen Bulbusumfang, bei stark gesenktem und medialwärts gezogenem Bulbus legt sie sich dagegen der Haut über dem Auge an und verbreitert gewissermaassen das obere Lid. Bei gesenktem Auge schiebt sich also der Bindehautsack tiefer unter das obere Lid herunter als bei prominirendem Auge.

2. Das untere Augenlid (*Palpebra inferior*) und die Nickhaut (*Membrana nictitans*).

3. Das untere Augenlid und die Nickhaut.

Das untere Augenlid und die Nickhaut sind zwar von einander deutlich abgesetzt und unterschieden, gehören aber andererseits doch so zusammen, dass sie gemeinsam zu schildern sind.

Das untere Lid ist eine wirkliche Falte, die aus einem pigmentirten Aussenblatt und einem in der Hauptsache unpigmentirten und daher transparenten Innenblatt besteht. Die Haut haftet am *Annulus fibrosus periorbitalis* fest; in der vorderen Lidhälfte liegt zwischen beiden der *Ductus nasolacrimalis.* Nur bei geöffnetem Auge (retrahirter Nickhaut) ist die Falte des unteren Lides als solche vorhanden und bildet einen ziemlich dicken Wulst am unteren Umfang des Auges (Fig. 236 a). Aussen- und Innnenblatt gehen dann unter einem abgerundeten Rande (dem freien Lidrande) in einander über, auf dem der Thränennasengang mit zwei Oeffnungen ausmündet. Die vordere entspricht dem tiefsten Punkte des Lidrandes, die hintere liegt etwa 1 mm dahinter (S. 880). Innen von dem unteren Lide findet sich ein rinnenförmiger Raum, den man als äusseren Conjunctivalraum bezeichnen kann; an seinem Grunde geht das Innenblatt des unteren Lides in die Nickhaut über, und die letztere bildet die mediale Begrenzung der Rinne. Ganz anders liegen die Dinge bei geschlossenem Auge (emporgezogener Nickhaut): die Falte ist dann verstrichen, ihr Innenblatt ist emporgezogen und erscheint nun als unterer Theil der Nickhaut, diese ergänzend. Die Thränenröhrchen münden alsdann auf einer nach aussen blickenden Fläche, auf der Grenze der pigmentirten Haut gegen die unpigmentirte Conjunctiva; der äussere Conjunctivalraum ist verschwunden (Fig. 236 b).

Die Nickhaut ist eine halbmondförmige dünne durchsichtige Membran, mit einem goldgelben freien oberen Rande, der durch eine wulstige Verdickung von der übrigen Nickhaut abgesetzt ist. Ihr unterer Rand geht in das Innenblatt des unteren Lides über, sie ist also lediglich eine conjunctivale Bildung und in sich unveränderlich. Ihr vorderes und ihr hinteres Ende werden von dem freien Theil des oberen Lides bedeckt. Ist sie zurückgezogen, so ragt ihr oberer Rand gewöhnlich dicht über dem oberen Rande des unteren Lides vor (Fig. 194 a. S. 800), ist sie emporgezogen, so verschwindet der obere Rand unter dem freien Theil des oberen Lides. Die retrahirte Nickhaut begrenzt den äusseren Conjunctivalraum von innen (Fig. 236 a); innen von ihr, d. h. zwischen ihr und dem Bulbus, liegt der innere Conjunctivalraum, der viel grösser ist als der äussere. Er dehnt sich nach vorn und hinten, besonders aber ventralwärts sehr beträchtlich aus, ja er dringt auch lateralwärts zwischen das Innen- und Aussenblatt des unteren Lides ein (unterhalb der Uebergangsfalte des Innenblattes in die Nickhaut, Fig. 236 a). Dadurch wird es ermöglicht, dass das Innenblatt des unteren Lides mit emporgezogen und zur Ergänzung der Nickhaut verbraucht werden kann. Die Grenze der eigentlichen Nickhaut gegen das Innenblatt des unteren Lides ist aber auch im letzteren Falle noch deutlich: sie ist markirt durch eine leichte Furche und dadurch, dass die eigentliche Nickhaut dünner und durchsichtiger ist als das etwas trübere und dickere Innenblatt des unteren Lides. Beim Heruntergehen der Nickhaut wird die Grenze noch deutlicher, da sich dabei das Innenblatt des unteren Lides wulstet, während die Nickhaut selbst glatt gespannt bleibt.

Der gegebenen Schilderung zufolge ist die Auffassung der Nickhaut als eines Theiles des unteren Lides, der eingefaltet oder glatt gezogen werden kann, nicht unberechtigt; praktischer scheint es mir, beide Bildungen aus einander zu halten.

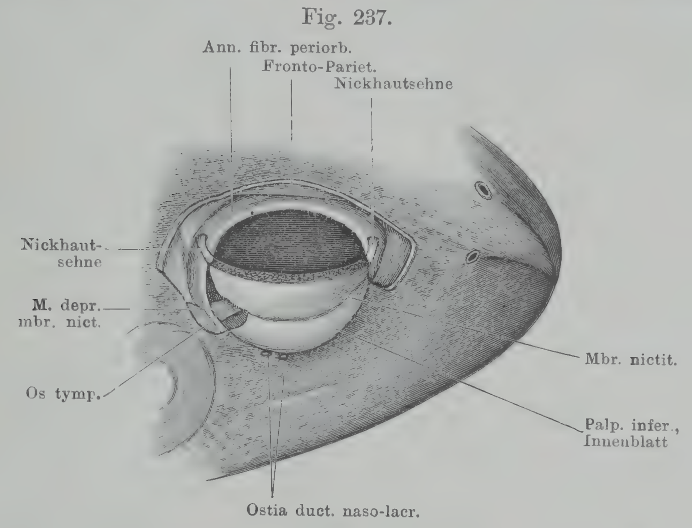
Nickhautsehne.

Nickhautsehne.

Die Nickhaut steht in Verbindung mit der Nickhautsehne, deren eigenthümliches Verhalten es mit sich bringt, dass die Nickhaut bei Senkung des Augapfels über den letzteren in die Höhe gezogen wird. Die Sehne geht aus den beiden Enden der Nickhaut hervor und läuft zunächst (vorn wie hinten) eine kurze Strecke subconjunctival in dem Gewebe des *Annulus fibrosus periorbitalis* medialwärts, tritt dann in einen Canal des *Annulus fibrosus* ein und steigt in diesem ventralwärts. Verfolgt man ihren vorderen Theil weiter,

so sieht man, dass sie nach Durchbohrung des *Annulus fibrosus* (in dem sie lateral vom *M. obliquus superior* liegt) zwischen der Harder'schen Drüse und der Sclera, der letzteren eng anliegend, ventralwärts zieht, dann medial vom Ansatz des *M. rectus medialis* dicht hinter dem Ansatz desselben hindurchtritt und nun an die Oberfläche der *Portio anterior* des *M. retractor bulbi* gelangt, wo sie auch zunächst noch von der Harder'schen Drüse bedeckt ist. Sie kreuzt die Fasern der genannten Muskelportion, tritt dann über die Ventralfläche der *Portio anterior* des Retractors und dann auf die der *Portio intermedia.*

Fig. 237.



Nickhaut und Nickhautsehne. Die Orbita ist ausgeräumt, die Nickhaut emporgezogen (doch nicht maximal), die Nickhautsehne bis zum Eintritt in den Annulus fibrosus periorbitalis (nasal wie temporal) freigelegt, aus dem Innenblatt des unteren Lides ist hinten ein Stück des äusseren Conjunctivalblattes entfernt und der M. depressor membranae nictitans von aussen freigelegt.

Von dieser aus tritt sie über die Oberfläche der *Portio posterior* desselben Muskels und steigt hier wieder aufwärts zum hinteren Theil des *Annulus fibrosus*, den sie ebenfalls durch einen Canal durchsetzt. Die Sehne umzieht also den vorderen, unteren und hinteren Umfang des Augapfels.

Das Verhalten der Sehne zu den Portionen des *M. retractor bulbi* wurde schon erwähnt: mit der *Portio anterior* und der *P. posterior* ist sie sehr fest durch Bindegewebe verbunden, ohne dass die Muskelfasern an ihr ansetzen; dagegen inseriren und entspringen an ihr Fasern der *Portio intermedia.* Oberflächliche Fasern derselben bedecken sie häufig von der Ventralfläche.

Die Sehne ist an ihren beiden Enden strangförmig, kräftig und leicht zu isoliren, in ihrem mittleren Verlauf wird sie dünner, platter und schwerer isolirbar, von der *Portio intermedia* ist sie, wie aus dem Gesagten hervorgeht, nicht ohne Verletzung des Muskels zu trennen.

Bewegungen der Nickhaut. Oeffnung und Schluss des Auges.

Bewegungen der Nickhaut. Oeffnung und Schluss des Auges.

Die Nickhaut kann vor die Aussenfläche des Bulbus emporgezogen und wieder gesenkt werden. Der Mechanismus beider Bewegungen ist zuerst von Manz (1862) klargestellt worden: die Hebung geschieht durch Vermittelung der Nickhautsehne, die Senkung durch den *M. depressor membranae nictitantis.*

Die Nickhautsehne bildet einen den vorderen, unteren und hinteren Umfang des Bulbus umkreisenden unvollständigen Ring, der durch den freien Nickhautrand geschlossen wird (Manz). In dem vorderen und dem hinteren Canal des *Annulus fibrosus* kann sie leicht hin und her gleiten, hier findet, wie durch Rollen, eine Ablenkung ihres Verlaufes statt. Wird der Bulbus gesenkt, so muss die untere Hälfte des Sehnenringes, die mit dem Retractor fest verbunden ist, dem Zug nach rück- und abwärts folgen, was nur dadurch geschehen kann, dass die obere Hälfte des Ringes, d. h. der freie Nickhautrand, auf der Cornea nach aufwärts sich verschiebt. (Dies müsste auch geschehen, wenn ein Ansatz von Retractorfasern an der Sehne nicht bestände.) Es muss somit die Hebung der Nickhaut mit der Senkung des Bulbus zusammenfallen, was durch die Beobachtung bestätigt wird.

Die Senkung der Nickhaut fällt gewöhnlich mit der Hebung des Augapfels zusammen, doch kann, wie Manz beobachtete, die Bulbushebung auch erst etwas nach der Nickhautsenkung erfolgen. Beide Bewegungen sind also etwas mehr unabhängig von einander: die Hebung des Bulbus wird durch den gesammten *M. levator bulbi*, die Senkung der Nickhaut durch den *M. depressor membranae nictitantis* besorgt, der zwar ein Theil des Levator ist, aber doch ein selbstständig gewordener (s. Orbita).

Senkung des Bulbus und Emporziehen der Nickhaut bewirkt das „Schliessen“ des Auges. Da das obere Lid den Bewegungen des Bulbus folgen muss, so nähert sich dabei sein freier Rand dem Hautrand des unteren Lides, doch erreicht er denselben nicht, vielmehr bleibt zwischen beiden Rändern immer eine etwa 3 mm hohe Spalte mit oberem geraden und unterem stark ausgebogenen Rande bestehen, in der das Auge, von der Nickhaut (oben) und dem Innenblatt des unteren Lides (unten) bedeckt, sichtbar ist. Da beide durchsichtig oder wenigstens durchscheinend sind, so wird das Thier auch „bei geschlossenen Augen“ noch etwas sehen können. Der freie Nickhautrand verschwindet beim Augenschluss unter dem oberen Lide.

Die Augen können isolirt geschlossen werden.

3. Aeusserer und innerer Conjunctivalraum am unteren Umfang des Augapfels.

3. Aeusserer und innerer Conjunctivalraum am unteren Umfang des Augapfels.

Der unter dem oberen Lid gelegene Conjunctivalraum geht ventralwärts in zwei Räume, den äusseren und den inneren Conjunctivalraum, über, von denen der äussere allerdings nur bei retrahirter Nickhaut vorhanden ist. Ueber diesen ist nichts weiter zu bemerken, dagegen erfordert der sehr ausgedehnte innere, zwischen Nickhaut und Bulbus gelegene Raum noch eine kurze Schilderung. Die Innenconjunctiva tritt von dem Innenblatt des unteren Lides aus über die Innenfläche der ventralen Hälfte des *Annulus fibrosus periorbitalis* hinweg und überzieht nun, bevor sie auf den Bulbus übergeht, die Hinterfläche der Nasenkapsel und die laterale Kante der Harder’-

schen Drüse (vorn), die *Membrana subocularis anterior* (ventral, in der Mitte), die Innenfläche des *Processus zygomaticus ossis tympanici*, den Ansatz des *M. levator bulbi* an demselben, den *M. depressor membranae nictitantis* (der bei retrahirter Nickhaut ein Conjunctivalfalte aufhebt), ja selbst noch ein kleines Stück der *Fascia praetemporalis* vor dem *M. pterygoideus* (hinten). Dann tritt sie, den *Fornix conjunctivae inferior* bildend, auf den Bulbus in einiger Entfernung vom Rande der Cornea.

An allen genannten Stellen ist die Conjunctiva nur sehr lose befestigt; ganz fest haftet sie erst im Bereiche des pericornealen Pigmentringes (s. *Conjunctiva bulbi*). An der hinteren und lateralen Wand des geschilderten grossen Raumes laufen subconjunctival der zweite und dritte Trigeminusast; in seinen vorderen Winkel münden Schläuche der Harder'schen Drüse von innen her ein, während der Hauptausführungsgang der Drüse subconjunctival nach aussen und hinten zieht, um erst im Bereich des unteren Lides, aber auch in den inneren Raum, einzumünden.

4. *Conjunctiva bulbi.*

4. Conjunctiva bulbi.

Die Conjunctiva überzieht den Bulbus in der Umgebung der Cornea im Gebiet eines Ringes, der oben etwa 2 mm breit, vorn, hinten und besonders unten noch etwas breiter ist. Nur im nächsten Umkreis der Cornea ist die Conjunctiva fest mit der Sclera verwachsen und ist hier gleichzeitig goldgelb gefärbt. So kommt der schon am lebenden Thier leicht sichtbare pericorneale Pigmentring zu Stande, der am oberen und unteren Umfang der Cornea schmal, vorn und hinten breiter ist. In seiner Umgebung liegt die Conjunctiva der Sclera noch eine Strecke weit lose an.

II. Feinerer Bau der Augenlider und der Conjunctiva.

II. Feinerer Bau der Augenlider und der Conjunctiva.

Oberes Lid.

Die Haut des oberen Lides bietet nichts besonders Bemerkenswerthes: sie enthält Drüsen und Pigment wie überall. Ihr *Stratum compactum* nimmt nach dem freien Lidrande hin an Dicke erheblich ab. Am freien Lidrande geht das Corium in eine Bindegewebsplatte über, die der Unterfläche des *Stratum compactum corii* eng anliegt und als Bindegewebsantheil der Conjunctiva anzusehen ist. Sie setzt sich in die Uebergangsparthie der Conjunctiva fort und geht in das Bindegewebe der Sclera und in die *Membrana supraocularis* über. Im Gegensatz zu dem Corium entbehrt sie völlig der Pigmentzellen. Das Conjunctivalepithel, das sie bekleidet, ist ein geschichtetes Plattenepithel, aber dünner als das der Haut und unpigmentirt.

Unteres Lid.

Das Aussenblatt des unteren Lides besteht aus einer Parthie der äusseren Haut, die innen von der inneren Conjunctiva bekleidet ist (Fig. 236 a). Die Haut

zeigt schon eine Abnahme der Zahl und Größe der Pigmentzellen und ein Kleinerwerden der Drüsen. Damit wird das *Stratum spongiosum* immer niedriger. Das Innenblatt besteht aus zwei conjunctivalen Lamellen, einer äusseren und einer inneren, die beide nicht sehr fest mit einander verbunden sind (Fig. 236 a). Vom freien Lidrande, also von da an, wo das Aussenblatt in das Innenblatt übergeht, hören die Pigmentzellen des Bindegewebes auf, die Drüsen stehen nur noch ganz vereinzelt, ein *Stratum spongiosum* ist nicht mehr unterscheidbar. Unter dem geschichteten Plattenepithel folgt somit gleich das *Stratum compactum*. In dem Plattenepithel finden sich zierlich verästelte Melanophoren verstreut, sowie hin und wieder auch Pigment in den Epithelzellen. Die geschilderten Modificationen, die die Durchsichtigkeit des Innenblattes des unteren Lides bedingen, berechtigen dazu, den beiderseitigen Ueberzug des Innenblattes als Conjunctiva zu bezeichnen. Das coriale und das conjunctivale *Stratum compactum* des unteren Lides werden durch weiches Gewebe verbunden, soweit sich nicht der innere Conjunctivalraum zwischen sie schiebt (Fig. 236 a). Der innere Conjunctivalüberzug des Aussen- und Innenblattes trägt ein dünnes, aus mehreren Zellschichten aufgebautes Epithel, unter dem sich eine dünne Bindegewebslage findet. Letztere ist, wie gesagt, mit der äusseren Lamelle des Innenblattes nicht sehr fest verbunden.

Nickhaut.

Die Dünne und Durchsichtigkeit der Nickhaut, die eine Untersuchung des Organs im frischen oder fixirten Zustande ohne grössere Vorbereitung gestatten, sind Anlass gewesen, dass sein Bau und der seiner einzelnen Elemente, namentlich der Drüsen und der Gefässe, vielfach behandelt wurden.

Die Nickhaut besteht aus einer einheitlichen Bindegewebslamelle, die auf beiden Flächen mit Epithel überzogen ist. Ihr Charakter als Duplicatur wird also nur durch das Epithel ausgedrückt; ein Verstreichen ist nicht möglich. Daher ist ihre Grenze gegen das Innenblatt des unteren Lides ganz scharf, denn an diesem sind, wie erwähnt, das innere und das äussere Conjunctivalblatt nur lose mit einander verbunden.

Das Epithel ist beiderseits geschichtetes Plattenepithel. In den tiefen Schichten der Aussenfläche constatirte S. Mayer eine grosse Anzahl von Karyomitosen in allen Phasen, sowie, mehr oder weniger zahlreich, aber nie ganz fehlend, unregelmässig verzweigte Zellen mit deformirten oder geschwundenen Kernen. Einige enthalten Pigment. Wie bei der Haut (S. 467) und bei der Cornea (S. 780) erwähnt, betrachtet S. Mayer die letzteren Zellformen als untergehende Epithelzellen, und die zahlreichen Mitosen als Zeichen der Zellvermehrung, die bestimmt ist, den Defect zu decken. Bei Flächenbetrachtung der Nickhaut constatirt man zahlreiche fein verzweigte Pigmentzellen zwischen den Epithelzellen.

Die Bindegewebslamelle ist einheitlich, nicht sehr dick. Melanophoren fehlen, ausser in dem etwas verdickten freien oberen Rande, der ja durch seine Färbung ausgezeichnet ist. Hier liegen sie sowohl unter dem äusseren wie unter dem inneren Epithel, und dazu kommen noch oberflächlicher gelegene Xanthophoren. Schleimdrüsen stehen in der Nickhaut noch zerstreuter als in dem Innenblatt des unteren Lides, sie sind klein und münden auf der Aussenfläche aus. Engelmann rechnet zwei bis sechs auf einen Quadratmillimeter. Nur der freie pigmentirte Rand macht eine Ausnahme: hier stehen zwei bis drei parallele Reihen grosser und dicht gedrängter Schleimdrüsen. Die Form der Drüsen in der Nickhaut ist eine sehr regelmässige: kugelig mit cylindrischem

Ansatzstück. Sie stehen unter dem Einfluss des Trigeminus und des Sympathicus (s. S. 565). Die Durchsichtigkeit der Nickhaut ermöglicht eine Untersuchung der in ihr enthaltenen Schleimdrüsen in überlebendem Zustande, die denn auch thatsächlich oft vorgenommen ist. Die dabei gemachten Beobachtungen wurden in dem von den Drüsen handelnden Capitel angeführt. Körnerdrüsen kommen in der Nickhaut nicht vor.

Die Gefässe der Nickhaut und des unteren Lides sind von C. Langer mittelst Injection verfolgt worden und verhalten sich danach folgendermaassen.

Für die Blutgefässe bestehen drei Ein- und Ausgangspunkte: die beiden Augenwinkel und der untere Uebergangsrand. Von hier aus strahlen die Stämmchen gegen die Mitte des Organes und den Saum aus und zerfallen in Capillaren. Die Arterien kommen hauptsächlich aus den Augenwinkeln (*A. temporalis* und *A. maxillaris superior*) und ziehen schief gegen den freien Nickhautsaum. Sie zeichnen sich, wie die der Haut, dadurch aus, dass sie begleitende Capillaren oder ein begleitendes Venenstämmchen an ihre Seite nehmen. Die begleitenden Capillaren sind bald einfach, bald doppelt und nehmen in letzterem Falle die Arterie zwischen sich.

Die Capillaren sind im centralen Theil der Nickhaut nur in einer weitmaschigen Schicht vorhanden, gegen den unteren Rand hin dagegen in zwei engmaschigen Schichten, zwischen denen die grösseren Gefässe verlaufen. Im freien Saum der Nickhaut ist das Capillarnetz eng und umspinnt die Drüsen; in dem Wulst, der den Rand gegen die übrige Nickhaut begrenzt, sind auch wieder zwei Capillarschichten vorhanden, zwischen denen eine Randvene verläuft. Diese nimmt nach beiden Augenwinkeln hin an Dicke zu; eine weitere Vene steigt nach der Mitte des unteren Randes herab, dazu kommen noch zwei seitliche kleine Venen, die unter den Augenwinkeln austreten.

Die Venen gehen in die *V. facialis* (Th. II, S. 401) und deren Zuflüsse: *V. orbitalis anterior* und *V. orbitalis posterior*, gehören also zum Wurzelgebiet der *V. cutanea magna*.

Die Schilderung, die Steinach und Kahn von der Anordnung der Gefässverästigung in der Nickhaut geben, ist einfacher: auf der einen Seite steigt gegen den pigmentirten Rand der Nickhaut eine kleine Arterie empor, die sich in eine spärliche Zahl sich gabelnder und verjüngender Capillaren auflöst; aus diesen feinen Verzweigungen sammelt sich alsbald, ohne dass sich vielfache Schlingen bilden, ein Venenast, der am entgegengesetzten Winkel in der Tiefe verschwindet.

Die Blutcapillaren der Froschnickhaut besitzen ein besonderes physiologisches Interesse. An ihnen constatirte L. Stricker (1865) Verengerungen und Erweiterungen des Lumens, Erscheinungen, die als vitale gedeutet und als Contractilität der Capillaren bezeichnet, ihrem Wesen nach aber von echter Contractilität unterschieden wurden. Nachdem es als eine allgemein gültige Thatsache erkannt ist, dass die Capillaren muscularisirt sein und demgemäss die Erscheinungen der musculären Contractilität zeigen können (S. Mayer 1902; siehe Gefässe des Glaskörpers, S. 857), haben kürzlich (1903) Steinach und Kahn die Erscheinungen an den Nickhautgefässen einer erneuten physiologischen Durcharbeitung unterworfen und dieselben als solche einer echten Contractilität der Capillarwand, die nur von musculären Elementen ausgehen kann, angesprochen. Auch die motorische Innervation der Nickhautcapillaren wurde durch die genannten Forscher festgestellt: die in Betracht kommenden Gefässnerven laufen im Grenzstrang des Sympathicus, Reizung desselben in der Höhe der Austrittsstellen des *N. spinalis III, IV, V* bewirkte Contraction an echten Capillaren, weiter caudal

war die Reizung unwirksam. Reflectorisch konnte eine Capillarcontraction bisher nicht erzielt werden. Es ist anzunehmen, dass die Gefässnerven der Nickhaut durch die *Pars cephalica* des Sympathicusgrenzstranges zum *Ganglion prooticum commune* und von hier durch den *N. maxillaris superior* in die Nickhaut gelangen. Eine reflectorische Beeinflussung der Nickhautgefässe constatirte Sergejew: Reizung des centralen Stumpfes des *N. ischiadicus* oder des *N. cruralis* bewirkt Spasmus der kleinen Nickhautgefässe. Dass es sich dabei nicht um die Capillaren, sondern um die kleinen Arterien handelt, haben Controlversuche von Steinach und Kahn ergeben. Als muthmaassliche Leitungsbahn der Erregung fand Sergejew: *N. spinalis IX* (nach der von mir gebrauchten Nomenclatur), *Medulla spinalis* zwischen dem sechsten und zweiten Wirbel, *N. spinalis IV* bis zur Kreuzung mit dem Sympathicus, Sympathicus bis zum *Ganglion Trigemini* und schliesslich der *N. maxillaris superior*. Der Einfluss des letzteren auf die Gefässe liess sich auch besonders feststellen.

Von Lymphgefässen ist nach Langer besonders beachtenswerth ein Randgefäss, das unterhalb des Randwulstes, also bereits im durchsichtigen Theil der Nickhaut, zwischen beiden Augenwinkeln verläuft, von der Mitte gegen die Winkel stetig anwachsend. Gegen die Winkel hin löst es sich dann in je ein Geflecht auf, die sich in den *Saccus dorsalis* entleeren. Das Randgefäss nimmt die Lymphgefässe aus dem Nickhautsaum sowie einige aus dem centralen Nickhautgebiet auf. Die übrigen Lymphcapillaren des Centrums bilden grössere und kleinere Stämmchen, die sich an die arteriellen und venösen Stämmchen anschliessen und theils zu den Geflechten in den Augenwinkeln, theils nach unten zu einem unter der pigmentirten Haut des Kieferrandes gelegenen subcutanen Plexus gehen. Auch dieser geht in den *Saccus cranio-dorsalis*.

Das Verhalten der Lymphgefässstämmchen zu den Blutgefässstämmchen gestaltet sich in verschiedener Weise und ist von Langer genau beschrieben worden; von einer genauen Wiedergabe muss hier abgesehen werden. Die Anordnung der Lymphcapillaren zeigt ebenfalls Unterschiede im Saume und im centralen Theile der Nickhaut. Im Saume ziehen sie zwar ziemlich regelmässig mit den Blutcapillaren, umgeben auch ringförmig die Drüsen, sind jedoch nicht immer an die Blutcapillaren gekettet und immer nur einfach. Dagegen kommt Langer für den centralen Theil der Nickhaut zu dem Schluss, dass hier die Lymphcapillaren nicht anders als paarig und in Begleitung der Blutcapillaren verlaufen. Bezüglich weiterer Einzelheiten ist auch hier auf Langer's Arbeit zu verweisen.

Was Nerven des unteren Lides und der Nickhaut anlangt, so wurden im II. Theil mehrere solche Zweige beschrieben, die alle aus dem Gebiete des *N. maxillaris superior* stammen. (*Rr. palpebrales* aus dem *Maxillaris superior* selbst, Th. II, S. 139; *R. membranae nictitantis* aus dem *R. communicans c. N. palatino*, Th. II, S. 140; Aeste zum unteren Lid aus dem *N. infraorbitalis*, Th. II, S. 140.) Drasch (1889) beschreibt ausserdem Aeste aus dem N. *ophthalmicus* (hier handelt es sich wahrscheinlich um Zweigchen aus den von mir als *Rr. palpebrales superiores anteriores* bezeichneten Nerven (Th. II, S. 135), ja selbst solche aus dem *R. auricularis N. vagi*. Die letzteren hält Drasch für sympathischer Natur. Sicher ist, dass sympathische Fasern aus dem Grenzstrang in die Nickhaut gelangen (s. Drüsen und Gefässe der Nickhaut); dies erfolgt aber wohl hauptsächlich auf dem Wege durch das *Ganglion prooticum commune* und den Trigeminus. Das feinere Verhalten der Nerven in der Nickhaut wurde von Klein (1872) an Goldpräparaten verfolgt. Danach bilden die markhaltigen

Stämmchen mit ihren Aesten zunächst einen Plexus (Nerven erster Ordnung), wobei sie allmählich ihr Mark verlieren; die Bündel marklos gewordener Fasern (Nerven zweiter Ordnung) theilen sich dann wieder in kleine Bündel (Nerven dritter Ordnung), die unter einander zusammenhängen und endlich unter dem inneren Epithel zahlreiche sehr feine Fasern (Nerven vierter Ordnung) aus sich hervorgehen lassen. Diese bilden ein subepitheliales Netzwerk und dringen dann in das Epithel ein. Hier geben sie horizontal verlaufende Aeste ab, die noch ein intraepitheliales Netzwerk bilden. Ihre letzten Enden erwähnt Klein nicht.

Von den Nerven zweiter Ordnung gehen Aeste zu den Gefässen ab und umspinnen diese mit einem Netzwerk feiner Zweigchen; die letzten Enden liegen nach Klein in der Wandung der Gefässe.

Auch zu den Drüsen konnte Klein Nerven verfolgen: Zweige dritter Ordnung umspinnen die Drüsen und senden ihre Endäste durch die *Membrana propria* hindurch zu den Drüsenzellen, zwischen denen sie noch verfolgbar waren. Manche Nerven vierter Ordnung sah Klein auch in enger topographischer Beziehung zu den Pigmentzellen.

Conjunctiva des inneren Conjunctivalraumes.

Die Conjunctiva des inneren Conjunctivalraumes wird von einem geschichteten Epithel bedeckt, dessen oberflächliche Elemente jedoch nicht abgeplattet, sondern sehr hoch sind. Unter dem Epithel liegt eine nicht sehr dicke Bindegewebsschicht, die ausser vielen Gefässen auch reichliche Leukocyten enthält. In mir vorliegenden Präparaten finden sich sogar ganz diffuse lymphatische Lager, von denen aus Leukocytendurchwanderung durch das Epithel erfolgt.

Conjunctiva bulbi.

Die *Conjunctiva bulbi* ist mit einem dünnen geschichteten Plattenepithel bedeckt; in der nicht sehr dicken Bindegewebslage, die in das Gewebe der Sclera übergeht, liegen im Bereich des pericornealen Pigmentringes zahlreiche Pigmentzellen zweierlei Art: tiefere Melanophoren und oberflächlichere Xantholeukophoren (s. Haut).

Die Nerven der Conjunctiva im Allgemeinen sind von Helfreich (1870) durch Behandlung mit Osmiumsäure sowie durch Vergoldung verfolgt worden. Nach Helfreich's Darstellung sind die beiden Augenwinkel die Eintrittsstellen der für die Conjunctiva bestimmten Nerven (s. oben, S. 892); von hier aus zweigen sich die einzelnen Aeste in mehr oder weniger bogenförmigem Verlaufe von den Hauptstämmen ab. Die Hauptmasse der Fasern enthält der vom nasalen Winkel aus zur Bindehaut tretende Stamm. Durch die an den beiden Hauptstämmen rasch eintretende Theilung und Verästelung entsteht namentlich innen (nasal) ein dichter zierlicher Plexus. Die Hauptmasse der ihn constituirenden Aeste strebt nach der vorderen Hälfte des Bindehautsackes, zu dem Lidtheil desselben, während der Fornix nur ganz wenige kleine Zweige, und das viscerale Blatt nur überhaupt den dritten bis vierten Theil der eintretenden Nerven erhält. Beim Frosch findet die Abzweigung der Stämme zweiter und dritter Ordnung unmittelbar auf dem Uebergangstheil der Bindehaut selbst statt. Die für die *Conjunctiva bulbi* bestimmten Aeste bilden in ihrem Weiterverlauf nach der Mitte noch mehrfache plexusartige Verschlingungen und hören dann, in ihren Ramificationen auf die Stärke weniger Fasern reducirt, plötzlich mehr oder weniger spitz auf. Die von dem nasalen Winkel kommenden Nerven greifen über die Mittellinie des Auges hinweg auf die temporale Hälfte der Bindehaut, so dass nur ein kleiner Theil dieser Hälfte von dem temporalen

Nerven versorgt wird. Zu der *Membrana nictitans* gehen mehr Aeste als zu dem oberen Lide.

d) Die Augenhöhle (Orbita).

d) Die Augenhöhle (Orbita).

Die Augenhöhle wird, wie schon bemerkt (S. 766), durch den grösseren vorderen Theil der am Schädel einheitlichen Orbitotemporalhöhle gebildet. Der kleine hintere Theil der letzteren, die eigentliche Schläfenhöhle, enthält den *M. pterygoideus* und den *M. temporalis*; diese beiden Muskeln bilden mit der *Fascia praetemporalis*, die ihre Vorderfläche bedeckt, die hintere Wand der Orbita. Die Grenze zwischen den beiden Abtheilungen der Orbitotemporalhöhle läuft jedoch nicht genau transversal, sondern schräg von innen hinten nach aussen und vorn, so dass der hinterste innere Winkel des gemeinsamen Raumes noch der Orbita zugeschlagen wird, als Raum, in dem die hinteren Augenmuskeln liegen (Fig. 238).

Die mediale Wand der Orbita wird von der knorpeligen Schädelseitenwand, dem Ethmoideum und dem Frontoparietale gebildet, die vordere Wand vom *Planum antorbitale* (der knorpeligen Hinterwand der Nasenkapsel), die hintere, wie eben gesagt, von der *Fascia praetemporalis* vor dem *M. pterygoideus* und *M. temporalis.* Ein eigentliches Dach der Orbita fehlt, der Augapfel liegt mit seinem dorsalen Umfang unter der Haut (dem medialen Theil des oberen Lides), berührt dieselbe aber nicht unmittelbar, sondern wird von ihr durch den *Saccus supraorbitalis* und den *Sinus supraocularis*, sowie die, beide Räume scheidende, *Membrana supraocularis* getrennt (Fig. 236). Der Boden der Orbita ist nur häutig-musculös; er wird gebildet durch die später ausführlicher zu beschreibende *Membrana orbito-temporalis* mit dem *M. levator bulbi.* Nach aussen ist die Orbita offen; den ventralen Rand des Augenhöhleneinganges, an dem auch die *Membrana orbito-temporalis* ihre seitliche Befestigung findet, bilden am Skelet der *Proc. zygomaticus* des *Os tympanicum* und das Pterygoid. Da die vordere wie die hintere Wand der Orbita lateralwärts niedriger werden, so ist die Ebene des Augenhöhleneinganges schräg gelagert: sie blickt nach aussen und aufwärts (s. S. 766).

Der Eingang der Augenhöhle erfährt eine Verengerung durch einen fibrösen Ring (*Annulus fibrosus periorbitalis*), der sich an ihm ansetzt.

Der dorsale Abschnitt dieses Annulus (Fig. 238) sitzt dem lateralen Rande des *Os frontoparietale* an, und von ihm aus entspringt die dünne *Membrana supraocularis.* Er ist hier sehr schmal, verbreitert sich aber am vorderen und

hinteren Winkel des Augenhöhleneinganges. Vorn tritt er von dem Frontoparietale über das Ethmoidale hinweg und längs des Hinterrandes des Nasale lateralwärts und an den *Proc. maxillaris posterior* der knorpeligen Nasenkapsel; hinten tritt er von dem Frontoparietale an den vorderen Umfang des *M. pterygoideus* und zieht hier, in die Fascie des Muskels eingewebt, lateralwärts bis zum *Processus zygomaticus* des *Os tympanicum.* Der ventrale Abschnitt des Annulus endlich ist am *Proc. zygomaticus* des Tympanicus befestigt und tritt von der Spitze desselben über das Pterygoid hinweg zum *Proc. maxillaris posterior* der Nasenkapsel und zum Nasale. Dieser ventrale Theil des *Annulus fibrosus* wird von vielen Gefässen und Nerven durchsetzt, seine oberflächliche Partie geht hinten in die *Fascia temporalis* über. Er ist mit der *Membrana orbito-temporalis* verwachsen, schiebt sich in das Aussenblatt des unteren Lides vor, und wird aussen von der Haut, innen von der Conjunctiva des inneren Conjunctivalraumes überzogen (Fig. 236).

Augenschläfenhöhlenmembran (*Membrana orbito-temporalis*) und *M. levator bulbi.*

Augenschläfenhöhlenmembran und M. levator bulbi.

Die Augenschläfenhöhlenmembran stellt ein häutig-musculöses Diaphragma dar, das die Orbito-Temporalhöhle ventralwärts, gegen die Mundschleimhaut hin, abschliesst. Befestigt ist die Membran in der Hauptsache an den vier Begrenzungsrändern der Orbito-Temporalhöhle. Die Zerlegung der letzteren in einen grösseren, für den Augapfel bestimmten vorderen Raum (Orbita) und einen kleineren vom *M. pterygoideus* und *M. temporalis* eingenommenen hinteren Abschnitt (*Cavum temporale*) geschieht durch die *Fascia praetemporalis*, die vor den beiden genannten Muskeln aufsteigt, unten mit der *Membrana orbito-temporalis* und oben mit dem *Annulus fibrosus periorbitalis* zusammenhängt (Fig. 238).

Die Augenschläfenhöhlenmembran wurde als häutig-musculös bezeichnet; der Muskel, der in sie eingelagert ist, ist der sogenannte *M. levator bulbi.* Er nimmt aber nicht die ganze Membran ein, sondern lässt grössere Abschnitte derselben frei, die in Folge dessen gewissermaassen als Ergänzungsmembranen des Muskels erscheinen. Theilweise setzt der Muskel an ihnen an, so dass sie den Charakter von Aponeurosen gewinnen. Andererseits bleibt der Muskel nicht auf die *Membrana orbito-temporalis* beschränkt, sondern erhebt sich aus ihr und gewinnt selbständige Befestigungen an anderen Stellen. Eine besondere selbstständig gewordene Partie des *M. levator bulbi* ist der *M. depressor membranae nictitantis.*

M. levator bulbi.

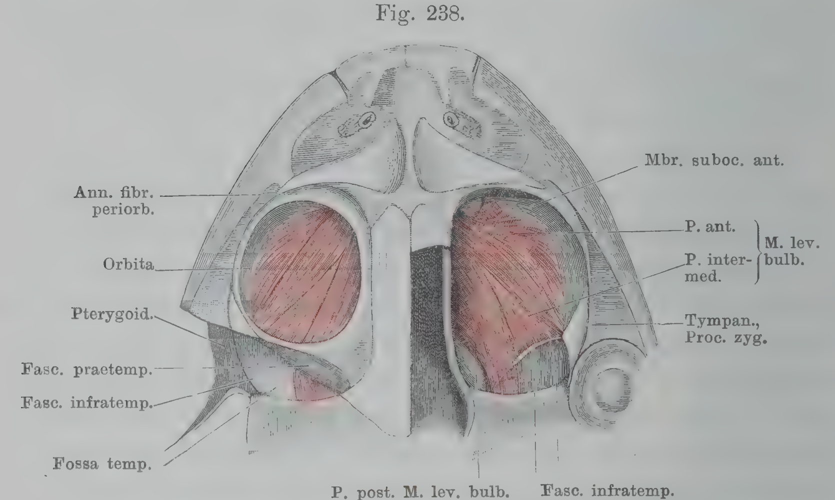
M. levator bulbi.

Der *M. levator bulbi* entspringt (Fig. 231 a. S. 873) an der Innenwand der Orbita. Die Ursprungslinie beginnt im vorderen inneren Winkel der

Orbita am *Os fronto-parietale* und setzt sich von hier aus nach hinten an der Schädelseitenwand in absteigender Richtung fort. Vor dem *Foramen opticum* herabtretend gelangt sie an den ventralen Umfang dieses Foramens. Hier entspringen die hintersten Muskelfasern, doch hört der Muskel nicht mit freiem Rande auf, sondern wird durch die hintere Ergänzungsmembran, *Membrana subocularis posterior*, die sich ihm anschliesst, fortgesetzt.

Der Verlauf der Muskelfasern geht im Wesentlichen von innen nach aussen und hinten, ist aber in den verschiedenen Abschnitten

Fig. 238.



M. levator bulbi von der Dorsalseite. Rechterseits ist der Annulus fibrosus periorbitalis entfernt das Dach der Schädelhöhle bis an den Ursprung des Levator abgetragen. M. temporalis und M. pterygoideus sowie die Fascia praetemporalis sind fortgenommen. Linkerseits ist der Annulus nebst der Fascia praetemporalis stehen geblieben, die Schläfenhöhle ausgeräumt und von oben eröffnet.

des Muskels nicht gleich. Man kann drei Abschnitte, als *Portio anterior*, *P. intermedia* und *P. posterior*, die aber ohne scharfe Grenze in einander übergehen, unterscheiden.

Die *Portio anterior* ist die kräftigste, sie ist auf die eigentliche Orbita beschränkt und trägt den Bulbus, der auf ihr ruht, wie in einer Hängematte (Burkard). Ihre Fasern entspringen vorn vom Fronto-Parietale und ziehen der Hauptsache nach schräg, in der Diagonale des Orbitabodens, nach hinten und aussen. Die längsten Fasern, die die hintersten dieser Portion sind, laufen durch bis zu der Wurzel des *Processus zygomaticus ossis tympanici* und setzen aufsteigend an dem oberen Rande desselben mit einer platten Sehne an. An diese längsten Fasern schliessen sich die anderen an, die

nach vorn hin immer kürzer werden, dabei eine mehr lateralwärts gehende Richtung einschlagen, so dass die ganze *Portio anterior* des Levators die Form einer breiten Spindel gewinnt (Fig. 238). Der Ansatz dieser Fasern erfolgt an einer aponeurotischen festen Membran, die eine vordere Ergänzungsmembran des Muskels darstellt und als *Membrana subocularis anterior* bezeichnet werden kann. Sie schliesst sich an den lateral-vorderen Rand des Muskels an; ihre Befestigungslinie läuft am *Processus zygomaticus ossis tympanici*, im Anschluss an die oben erwähnte Insertionssehne, bis zur Spitze des genannten Fortsatzes, tritt dann an das Pterygoid, läuft an diesem nach vorn an den *Processus maxillaris posterior* der knorpligen Nasenkapsel, dann am Ventralrand des *Planum antorbitale* der Nasenkapsel medialwärts bis nahe an den Ursprung des *M. obliquus inferior*. An dieser Membran also setzen die Fasern des *M. levator bulbi*, die den lateral-vorderen Contur der Spindel bilden, an; diejenigen, die am weitesten vorn am Frontoparietale entspringen und somit den vorderen scharfen Rand des ganzen Muskels bilden, umgreifen dabei ringförmig die *Glandula Harderi* und bewirken auf ihr einen tiefen Einschnitt, der den oben erwähnten ventralen Fortsatz der Drüse abschnürt (Fig. 233 a. S. 875, Fig. 239 a. f. S.).

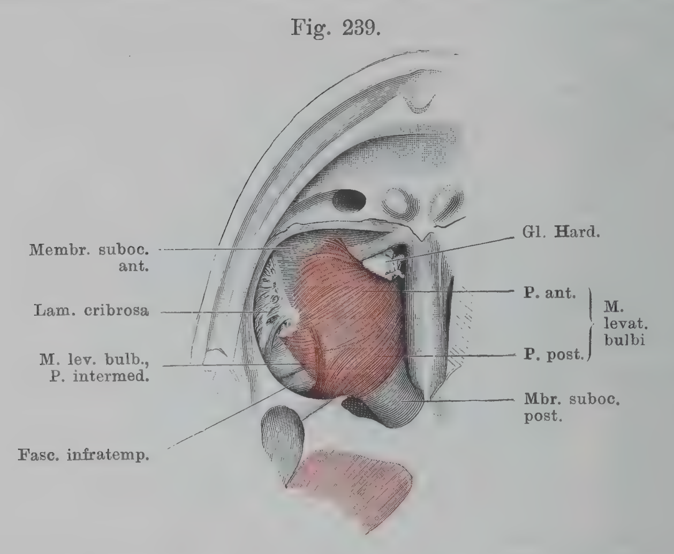
Der Muskel begrenzt also mit seinem vorderen scharfen Rande eine in der medial-vorderen Ecke der Orbita gelegene Lücke, durch die von der Ventralseite her die *Glandula Harderi*, sowie die Ursprünge der beiden schiefen Augenmuskeln sichtbar werden (Figg. 238, 239). Doch sind auch diese Theile ventralwärts von einer ihnen eng anliegenden Membran bedeckt, die auf den schiefen Augenmuskeln als Fascie derselben, auf der Drüse als Kapsel erscheint, im übrigen an den Rändern der Lücke des Levators ansetzt, diese schliesst und somit als Fortsetzung der *Membrana subocularis anterior* aufgefasst werden kann. Doch ist sie dünner als der übrige Theil der letzteren, weil keine Muskelfasern in sie einstrahlen, und so ist es schwer, sie in toto darzustellen, um so mehr, als sie der Harder'schen Drüse sehr eng anliegt. Von den schiefen Muskeln ist sie leichter zu isoliren.

An ihrem Hinterrande geht die Insertionspartie der vorderen Portion des *Levator bulbi* in die *Fascia praetemporalis* über, während von ihrer Ventralfläche die membranösen Züge ausgehen, die die Verbindung zwischen der *Membrana subocularis anterior* und der *Fascia infratemporalis* vermitteln. S. u.

Die *Portio posterior* des *M. levator bulbi* („sagittale Fasern", Burkard) ist dünner, ihre Ursprungslinie aber ist länger als die der vorderen Portion. Die Ursprungslinie ist die directe Fortsetzung von der der vorderen Portion, doch schliessen die Fasern der hinteren Hälfte

nur medial, nahe dem Ursprung, an die der vorderen Hälfte an, in ihrem weiteren Verlaufe divergiren sie, so dass die Fasern der nachher zu erwähnenden *Portio intermedia* frei zu Tage treten (Fig. 238). Die Fasern der *Portio posterior* verlaufen ebenfalls von innen nach aussen und hinten, doch ist die caudalwärts gehende Richtung stärker ausgesprochen als bei der vorderen Portion. Sie umgreifen den Augenmuskelkegel von der Ventralseite, und steigen lateral-hinten von ihm wieder aufwärts an die Unterfläche der *Crista parotica* des

Fig. 239.



Membrana orbitotemporalis mit M. levator bulbi von der Ventralseite (R. esculenta).

Prooticums, an der sie inseriren. Sie schliessen unter den Augenmuskeln mit einem schief (von vorn innen nach hinten aussen) verlaufenden Rande ab, an den sich die hintere Ergänzungsmembran des Muskels, *Membrana subocularis posterior* (Fig. 239), anschliesst. Zu dieser Portion gehörig sind einige nicht sehr zahlreiche Muskelfasern, die ihren Ursprung von der Unterfläche der *Crista parotica* nehmen, sich dann aber beim Absteigen nicht medialwärts wenden, sondern mehr direct nach vorn und theilweise auch lateralwärts gerichtet zwischen die übrigen Fasern des Muskels ausstrahlen (Fig. 239).

Als *Portio intermedia* des *M. levator bulbi* möchte ich Faserbündel bezeichnen, die an ihrem Ursprung, d. h. in ihrer medialen Hälfte, nicht von den Bündeln der beiden anderen Portionen getrennt, sondern mit diesen vereinigt sind, weiter lateralwärts aber in der

durch Divergenz der beiden anderen Portionen entstehenden dreieckigen Lücke sichtbar werden und einen ganz besonderen Ansatz besitzen (Figg. 238, 239). Sie setzen da an, wo die *Fascia praetemporalis* mit der *Fascia infratemporalis* zusammenstösst. Diese beiden Fascien treten dadurch auch in nähere Beziehung zu dem *M. levator bulbi* und sind daher hier mit zu schildern.

Die *Fascia praetemporalis* bildet die eigentliche hintere Wand der Orbita, die Scheidewand gegen die *Fossa temporalis.* Sie ist vor dem *M. temporalis* und dem *M. pterygoideus* vertical ausgespannt, oben am *Annulus fibrosus*, unten auf dem *M. levator bulbi* befestigt, steht dabei nicht genau quer, sondern schräg gerichtet, von innen hinten nach vorn aussen. Ihr lateraler Rand schliesst sich an die Insertionssehne des *M. levator* am *Proc. zygomaticus ossis tympanici* an; ihre Basis zieht dann schräg nach hinten und medialwärts bis an das Prooticum, an dem der mediale Rand der Fascie ansetzt. Die Basis entspricht in ihrer lateralen Hälfte den hinteren Faserenden der oben erwähnten dreieckigen *Pars intermedia* des *Levator bulbi*, in ihrer medialen Hälfte zieht sie über die Muskelfasern der *Portio posterior* des Levators hinweg. Einige oberflächliche Fasern des Muskels scheinen auch hier an ihr zu enden. In die laterale Hälfte der *Fascia praetemporalis* strahlen einige Fasern aus der *Pars intermedia* des *Levator bulbi* ein: *Fibrae praetemporales*; sie stehen in Connex mit dem später besonders zu schildernden *M. depressor membranae nictitantis*, der sich auch von der erwähnten Muskelportion loslöst (Fig. 240).

Die *Fascia infratemporalis* bildet den Boden der Temporalhöhle und somit den hinteren lateralen Abschnitt der *Membrana orbito-temporalis.* Ihr Vorderrand ist in seiner medialen Hälfte an dem Hinterrand der *Pars intermedia* des *M. levator bulbi*, in seiner lateralen Hälfte an der Innenfläche des *Proc. zygomaticus ossis tympanici* und der Innenfläche der *Fascia temporalis* befestigt (Fig. 238). Ihr medialer Rand folgt dem hinteren Theil des lateralen Randes der *Portio posterior* des *M. levator bulbi* aufwärts zum Prooticum; an diesem läuft dann die hintere Befestigungslinie der Fascie nach aussen bis zum Quadratum. Ihre laterale Befestigung findet die Fascie am Vorderrand des Quadratums und am Pterygoid: die Ansatzlinie zieht von der *Crista parotica* des Prooticums aus am Vorderrand des Quadratums herab zum Pterygoid und folgt diesem nach vorn bis in die Gegend unterhalb der Spitze des *Proc. zygo-*

maticus ossis tympanici. Hier wendet sich die Fascie aufwärts an die *Fascia temporalis*, mit der sie zusammenhängt.

Die *Fascia infratemporalis* geht also nicht direct in die *Membrana subocularis anterior* über, doch wird eine Verbindung beider hergestellt durch kräftige membranöse Züge, die an der Ventralfläche beider Fascien, an der Ventralfläche des *M. levator bulbi* und am Pterygoid befestigt sind. Sie sind bald vollständiger, bald unvollständiger und bilden in ihrer Gesammtheit eine unregelmässig durchlöcherte Membran (*Lamina cribrosa*). Diese schliesst den kleinen Recessus, der zwischen der *Fascia infratemporalis* und der Hinterfläche der am Tympanicum ansetzenden Levatorsehne bleibt, ventralwärts ab. Die Züge der *Lamina cribrosa* enthalten, nach Burkard, elastische Fasern. Vielfach findet man übrigens statt der einzelnen Fäden und membranösen Züge eine feste Membran, so dass dann, von der Ventralfläche betrachtet, die *Fascia infratemporalis* continuirlich in die *Membrana subocularis anterior* übergeht.

Endlich erfährt nun noch der *M. levator bulbi* eine Ergänzung im hinteren inneren Winkel der Orbita durch eine pigmentirte Membran, *Membrana subocularis posterior*, die die Ursprünge der Augenmuskeln ventral bedeckt und sich an den Hinterrand des *M. levator bulbi* anschliesst (Fig. 239).

Die Linie ihrer Skleletbefestigung verbindet die Endpunkte des Hinterrandes des *M. levator bulbi*; sie setzt also die Ursprungslinie dieses Muskels an der Schädelseitenwand nach hinten fort, zieht unterhalb des *Foramen opticum* caudalwärts und ventralwärts an den Rand des Parasphenoids, folgt diesem und geht von dem Längsschenkel des Knochens auf den Vorderrand des Querschenkels über, steigt dann lateral-hinten von den Augenmuskelursprüngen wieder dorsalwärts, und zwar medial vom *Foramen prooticum*, und wendet sich am oberen Umfang dieses Foramen nach aussen (längs der Vorderfläche des Prooticums), um in die Ansatzlinie der hinteren Portion des *Levator bulbi* überzugehen.

M. depressor membranae nictitantis.

(*M. depressor palpebrae inferioris*, Manz.)

Dieser von Manz zuerst gefundene und beschriebene Muskel ist ein selbstständig gewordener Theil des *M. levator bulbi*. Er entsteht aus der Dorsalfläche des Levators, am hinteren Rande der *Portio intermedia* und ist wohl theilweise eine Fortsetzung von Fasern der letzteren, während ein anderer Theil der Fasern auch selbstständig am hinteren Rand der *Portio intermedia* und auf der diese fortsetzenden *Fascia infratemporalis* zu entspringen scheint. Der schmale platte Muskel, der von den *Fibrae praetemporales* gekreuzt wird, tritt über die Insertionspartie des Levators am *Os tympanicum* nach vorn und aussen und strahlt von hinten her in die temporale Hälfte der Nickhaut aus (Fig. 237). Der Muskel liegt subconjunctival im temporalen Winkel des inneren Conjunctivalraumes und hebt hier bei retrahirter Nickhaut eine scharf vorspringende Conjunctivalfalte auf.

Von der durch Burkard (1902) gegebenen Darstellung des *M. levator bulbi* und des Depressor weicht die meinige in mehreren Punkten ab. Der Ansatz der spindelförmigen Muskelportion am *Processus zygomaticus* des Tympanicums, der gerade die kräftigsten Muskelbündel vereinigt, wird bei Burkard nicht erwähnt; Burkard lässt das hintere Ende der Spindel in das untere Lid einstrahlen, was ich nicht bestätigt finde. Den *Depressor membranae nictitantis* finde ich, ebenso wie Manz, selbstständiger als es nach Burkard's Darstellung erscheint. Auch in der Schilderung der *Portio posterior* des Muskels (sagittale Fasern, Burkard) kann ich mich Burkard nicht ganz anschliessen.

Fig. 240.

M. depressor membranae nictitantis und Fibrae praetemporales des M. levator bulbi, von vorn. Man blickt von vorn in die hintere Hälfte der Orbita.

Die Innervation des *M. levator bulbi* und des *M. depressor membranae nictitantis* erfolgt durch den *N. maxillaris superior* des Trigeminus.

Function. Dass der *M. levator bulbi* in erster Linie die in seinem Namen ausgesprochene Function erfüllt, ist wohl zweifellos. Er ist dadurch besonders interessant und bietet ein nicht häufiges Verhalten: die Wirkung äussert sich nicht an einem Ende, sondern in seiner Mitte, etwa wie beim Zwerchfell. Hervorzuheben ist, dass viele seiner Bündel zwischen zwei an sich unbeweglichen Skelettheilen ausgespannt sind: der Schädelseitenwand einerseits, dem Tympanicum und Prooticum andererseits. Die Pterygoidspange, an der der Muskel auch inserirt, ist einer gewissen Bewegung (nach innen und aussen) fähig, auf sie wird der Muskel im Sinne einer Adduction wirken, die auch bei Nahrungsaufnahme noch von Werth sein kann, eine grosse selbstständige Bedeutung aber kaum besitzt. Auf die *Fascia infratemporalis* und die *F. praetemporalis* wird der Muskel spannend wirken. Der *M. depressor membranae nictitantis* zieht die Nickhaut herab. Er wirkt gewöhnlich synchron mit der Hauptmasse des Levators, so dass Emportreten des Augapfels und Herabgehen der Nickhaut gleichzeitig erfolgen, doch kann auch die Nickhautsenkung der Bulbushebung vorausgehen, worin sich die Selbstständigkeit des *M. depressor* ausspricht.

Zur Morphologie des *M. levator bulbi.*

Die Innervation durch einen Trigeminusast lässt den Muskel als zu den Kiefermuskeln gehörig erscheinen. Burkard, der kürzlich die „Periorbita" der Wirbelthiere und ihre musculösen Elemente vergleichend bearbeitete, weist auf den *M. levator maxillae superioris* der Haifische als auf den Muskel hin, der, bei den Haien noch der Bewegung des oberen Kieferapparates dienend, aber daneben schon zum Sehorgan in Beziehung tretend, als Mutterboden für die musculösen Elemente der Periorbita bei anderen Wirbethieren und so auch für den *M. levator bulbi* und den *Depressor membranae nictitantis* der Anuren gelten kann. In der Befestigung einzelner Faserzüge am Pterygoid ist auch bei den Anuren noch die topographische Zugehörigkeit des Muskels zum Oberkieferapparat ausgesprochen. Sehr beachtenswerth erscheint auch in diesem Zusammenhang der Ansatz des Muskels am Tympanicum.

Literatur
zur zweiten Hälfte der dritten Abtheilung.

Integumentum commune.

1. Aeby, Chr., Die Herkunft des Pigmentes im Epithel. Centralbl. f. d. medic. Wissensch., Jahrg. 23, 1885.
2. Altmann, R., Ueber die Verwerthbarkeit der Corrosion in der mikroskopischen Anatomie. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 16, 1879.
3. Arnold, J., Ueber die Kittsubstanz der Epithelien. (Anatomischer Theil.) Virchow's Arch., Bd. 64, 1875.
4. Ascherson, Ueber die Hautdrüsen der Frösche. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1840.
5. Assheton, R., Notes on the ciliation of the Ectoderm of the Amphibian Embryo. The Quart. Journal of microscop. science, N. S., Vol. 38, 1896.
6. Axmann, C. F., De gangliorum systematis structura penitiori ejusque functionibus. Dissert. inaug. ord. med. Berlin 1847.
7. Derselbe, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Physiologie des Ganglien-Nervensystems des Menschen und der Wirbelthiere. Berlin 1853.
8. Ballowitz, E., Die Innervation der Chromatophoren, mit Demonstrationen von Zeichnungen und Präparaten. Verh. d. anat. Ges. auf d. 7. Vers. in Göttingen 1893.
9. Derselbe, Die Nervenendigungen der Pigmentzellen. Ein Beitrag zur Kenntniss des Zusammenhanges der Endverzweigungen der Nerven mit dem Protoplasma der Zellen. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog., Bd. 56, 1893.
10. Derselbe, Ueber die Bewegungserscheinungen der Pigmentzellen. Biolog. Centralbl., Bd. 13, 1893.
11. Barreswil, Sur le blanc d'ablette qui sert à la fabrication des perles fausses. Comptes rendus hebd. des séances de l'Académie des sciences, T. 53, 1861.
12. Bedriaga, v., Die Lurchfauna Europas. I. Anura, Froschlurche. Bull. nat. Moscou, 1889. Moskau 1891.
13. Berg, W., Untersuchungen über die Hautathmung des Frosches. Inaug.-Dissert. Dorpat 1868.
14. Bert, P., Leçons sur la physiologie comparée de la respiration. Paris 1870.
15. Biedermann, W., Zur Histologie und Physiologie der Schleimsecretion. Sitzungsber. d. k. Ak. d. Wissensch. Math.-nat. Cl., Bd. 94, Abth. III, Jahrg. 1886. Wien 1887.
16. Derselbe, Ueber den Farbenwechsel der Frösche. Arch. f. d. ges. Physiol. des Menschen und der Thiere (Pflüger's), Bd. 51, 1892.
17. Bimmermann, E. H., Ueber den Einfluss der Nerven auf die Pigmentzellen des Frosches. Inaug.-Diss. med. Fac. Strassburg 1878.

18. Born, G., Die künstliche Vereinigung lebender Theilstücke von Amphibienlarven. Jahresber. d. Schlesisch. Ges. f. vaterl. Cultur. Medic. Section. 1894.
19. Derselbe, Ueber Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Arch. f. Entwickelungsmechanik, Bd. 4, 1897.
20. Bruch, C., Beiträge zur Naturgeschichte und Classification der nackten Amphibien. Würzburger naturwissensch. Zeitschr., Bd. 3, 1862.
21. Brücke, E., Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamäleons. Denkschr. d. k. Ak. d. Wissensch. Math.-nat. Cl., Bd. 4. Wien 1852.
22. Bugnion, E., Recherches sur les organs sensitifs qui se trouvent dans l'épiderme du protée et de l'axolotl. Bull. de la société vaudoise des sciences naturelles. Vol. 12, Nr. 70, 1873. (Lausanne 1874.)
23. Calmels, G., Étude histiologique des glandes à venin du crapaud et recherches sur les modifications apportées dans leur évolution normale par l'excitation électrique de l'animal. Arch. d. Physiol., 3. Ser., Tom. I. 15. Année, 1883.
24. Derselbe, Sur le venin des Batraciens. Comptes rendus hedb. des séances de l'Académie des sc., T. 98, 1884.
25. Camichel et Mandoul, Des colorations bleue et verte de la peau des vertébrés. Compt. rend. hedb. des séances de l'Académie des sc., Tome 133, 1901.
26. Canini, A., Die Endigungen der Nerven in der Haut des Froschlarvenschwanzes. Nebst ergänzenden Bemerkungen von J. Gaule. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth., Jahrg. 1883.
27. Ciaccio, J. V., On the distribution of nerves to the skin of the frog, with physiological remarks on the ganglia connected with the cerebrospinal nerve. Transact. of the microscop. soc. of London, New Ser., Vol. 12, 1864.
28. Derselbe, Intorno alla minuta fabbrica della pelle della rana esculenta. (Lavoro premiato dall' Accad. degli Aspiranti Naturalisti di Napoli.) Giornale di scienze naturali ed economiche. Vol. II. Anno II. Palermo 1866. Separat erschienen: Palermo 1867.
29. Corning, H. K., Ueber einige Entwickelungsvorgänge am Kopfe der Anuren. Morph. Jahrb., Bd. 27, 1899.
30. Czermak, J. N., Ueber die Hautnerven des Frosches. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1849.
31. Dewitz, H., Ueber das verschiedene Aussehen der gereizten und ruhenden Drüsen im Zehenballen des Laubfrosches. Biol. Centralbl., Bd. 3, 1883/84.
32. Donders, F. C., Physiologie des Menschen. Deutsche Originalausgabe vom Verfasser revidirt und vervollständigt und aus dem Holländischen übersetzt von Fr. Wilh. Theile. Leipzig 1856. (S. 343, Hautrespiration, auch bei Fröschen.)
33. Douglass, G. K., Der Moorfrosch, Rana arvalis, bei Karlsruhe. Der zoolog. Garten, Jahrg. 1889. (Die Beobachtungen von Douglass über die blaue R. esculenta stehen bei Leydig, Blaufarbiger Wasserfrosch u. s. w., Zool. Garten, Jahrg. 33, 1892.)
34. Drasch, O., Beobachtungen an lebenden Drüsen mit und ohne Reizung der Nerven derselben. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiolog. Abth., Jahrg. 1889.
35. Dürigen, B., Deutschlands Amphibien und Reptilien. Magdeburg 1897.
36. Dutartre, A., Sur les changements de couleur chez la grenouille commune (Rana esculenta). Compt. rend. h. de l'Acad. des sciences, T. 111, 1890.
37. Eberth, C. J., Zur Entwickelung der Gewebe im Schwanze der Froschlarven. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 2, 1866.
38. Derselbe, Untersuchungen zur normalen und pathologischen Anatomie der Froschhaut. Leipzig 1869.
39. Derselbe, Die Nerven der Chromatophoren. Verh. d. anat. Ges. auf d. 7. Vers. in Göttingen 1893.

40. Eberth u. Müller, K., Untersuchungen über das Pankreas. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 53, Suppl. 1892.
41. Eckhard, C., Ueber den Bau der Hautdrüsen der Kröten und die Abhängigkeit der Entleerung ihres Secretes vom centralen Nervensystem. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1849.
42. Edwards, W. F., De l'influence des agents physiques sur la vie. Paris 1824.
43. Ehrmann, S., Ueber Nervenendigungen in den Pigmentzellen der Froschhaut. Sitzungsber. d. k. Ak. d. Wissensch. Math.-nat. Cl., Bd. 84, Abth. III, Jahrg. 1881. Wien 1882.
44. Derselbe, Ueber das Ergrauen der Haare. Wiener allgem. med. Ztg. 1884.
45. Derselbe, Untersuchungen über die Physiologie und Pathologie des Hautpigmentes. Erste Mittheilung. Vierteljahrsschr. f. Dermatolog. u. Syphilis (= N. F. des Archivs f. Dermatol. u. Syphilis), 12. Jahrg., 1885 u. 13. Jahrg., 1886. (Der Reihenfolge 17. u. 18. Jahrg.)
46. Derselbe, Zur Kenntniss von der Entwickelung und Wanderung des Pigmentes bei den Amphibien. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis, 24. Jahrg., 1892.
47. Derselbe, Beitrag zur Physiologie der Pigmentzellen nach Versuchen am Farbenwechsel der Amphibien. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis, 24. Jahrg., 1892.
48. Derselbe, Das melanotische Pigment und die pigmentbildenden Zellen des Menschen und der Wirbelthiere in ihrer Entwickelung nebst Bemerkungen über Blutbildung und Haarwechsel. Bibliotheca medica. Abth. D II. Dermatol. u. Syphilidologie, Heft 6, 1896.
49. Engelmann, Th. W., Ueber das Vorkommen und die Innervation von contractilen Drüsenzellen in der Froschhaut. Vorl. Mitth. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 4, 1871.
50. Derselbe, Ueber die elektromotorischen Kräfte der Froschhaut, ihren Sitz und ihre Bedeutung für die Secretion. Vorl. Mitth. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 4, 1871.
51. Derselbe, Die Hautdrüsen des Frosches. Eine physiolog. Studie. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 5, 1872. Schluss ebenda, Bd. 6, 1872.
52. Ewald, A., und Krukenberg, C. Fr. W., Ueber die Verbreitung des Guanin, besonders über sein Vorkommen in der Haut von Amphibien, Reptilien und von Petromyzon fluviatilis. Untersuchungen aus dem physiol. Institute der Universität Heidelberg. Bd. 4, Heft 3. 1882. (= 15. Ergänz.-Heft z. d. Verh. d. nat.-hist.-med. Vereins z. Heidelberg.)
53. Dieselben, Ueber Besonderheiten der Guaninablagerung bei Fischen. Zeitschr. f. Biolog., Bd. 19, 1883. (N. F., Bd. 1.)
54. Ficalbi, E., Ricerche sulla struttura minuta della pelle degli Anfibi. Pelle degli anuri della famiglia delle Hylidae. Atti della R. Acc. Peloritana in Messina. A. XI. 1896/97.
55. Fischel, A., Ueber Beeinflussung und Entwickelung des Pigmentes. Arch. f. mikrosk. Anat. und Entwickelungsgesch., Bd. 47, 1896.
56. Flemming, W., Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung. Leipzig 1882.
57. Derselbe, Ueber Bau und Eintheilung der Drüsen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth. 1888.
58. Derselbe, Ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Pigmentirung der Salamanderlarve. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 48, 1897.
59. Derselbe, Weitere Bemerkungen über den Einfluss von Licht und Temperatur auf die Färbung der Salamanderlarve. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 48, 1897.
60. Frenkel, S., Nerv und Epithel am Froschlarvenschwanze. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth., Jahrg. 1886.
61. Gaule, J. siehe Canini.

62. Gautier, A., et Étard. Observation relative à une note de M. Calmels sur le venin des Batraciens. Compt. rend. hebdom. d. séances de l'Acad. d. sciences, T. 98, 1884.
63. Gegenbaur, C., Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Erster Band. Einleitung, Integument, Skeletsystem, Muskelsystem, Nervensystem u. Sinnesorgane. Leipzig 1898.
64. Gemminger, Tödtliche Vergiftung eines Sperbers durch eine Kröte. Froriep's Tagesber. über d. Fortschr. d. Natur- u. Heilk., Abth. f. Zoologie u. Paläontol., Bd. 3, 1852.
65. Goette, A., Die Entwickelungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus). Leipzig 1875.
66. Gratiolet, P., et Cloëz, S., Notes sur les propriétés vénéneuses de l'humeur lactescente que sécrètent les pustules cutanées de la Salamandre terrestre et du Crapaud commun. Compt. rend. hebd. d. séances de l'Acad. des sciences, Tome 32, 1851.
67. Dieselben, Nouvelles observations sur le venin contenu dans les pustules cutanées des Batraciens. Compt. rend. hebd. d. séances de l'Acad. des scien., Tome 34, 1852.
68. Gruithuisen, Physiologische Beobachtung über die Respiration der Kaulquappen des grünen Wasserfrosches. Med.-chir. Zeitg. fortges. v. Dr. J. N. Ehrhart, Jahrg. 1819, Bd. 2. Salzburg.
69. Häcker, V., und Meyer, G., Die blaue Farbe der Vogelfedern. Zoolog. Jahrb., Abth. f. Systematik, Geogr. u. Biolog. d. Thiere. Bd. 15, 1901.
70. Haller, B., Ueber das blaue Hochzeitskleid des Grasfrosches. Zoolog. Anz., Jahrg. 8, 1885.
71. Derselbe, Ergänzung zu meinem Aufsatze: „Ueber das blaue Hochzeitskleid des Grasfrosches". Zoolog. Anz., Jahrg. 9, 1886.
72. Harless, E., Ueber die Chromatophoren des Frosches. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog., Bd. 5, 1854.
73. Harley, H., On the organs of cutaneous respiration, principally on those of the Rana temporaria. Transact. of the microscop. Soc. of London. New Ser., Vol. V, 1857.
74. Heidenhain, M., Die Hautdrüsen der Amphibien. Sitzungsber. d. Würzb. phys.-med. Ges. 1893.
75. Heinemann, C., Ueber den Respirationsmechanismus der Rana esculenta und die Störungen desselben nach Durchschneidung der Nervi vagi. Virchow's Arch., Bd. 22, 1861.
76. Hensche, A., Ueber die Drüsen und glatten Muskeln in der äusseren Haut von Rana temporaria. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog., Bd. 7, 1856.
77. Hensen, V., Ueber die Entwickelung des Gewebes und der Nerven im Schwanze der Froschlarven. Virchow's Arch., Bd. 31, 1864.
78. Derselbe, Ueber die Nerven im Schwanze der Froschlarven. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 4, 1868.
79. Henslow, J. S., Way in which toads shed their skins. The Annals and Magazine of nat. hist. Second ser., Vol. 6, 1850.
80. Hermann, L., Ueber die Secretionsströme und die Secretreaction der Haut bei Fröschen. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 17, 1878.
81. Hoyer, Ueber die Bewegungen der sternförmigen Pigmentzellen und die dadurch erzeugten Veränderungen in der Hautfarbe der Frösche. Nach Untersuchungen von Th. Hering mitgetheilt. Centralbl. f. d. med. Wissensch., 7. Jahrg., 1869.
82. Derselbe, Ueber den Nachweis des Mucins in Geweben mittelst der Färbemethode. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 36, 1890.

83. Huber, O., Ueber Brunstwarzen bei Rana temporaria L. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog., Bd. 45, 1887.
84. Huschke, E., Ueber die Umbildung des Darmcanals und der Kiemen der Froschquappen. Isis von Oken, Bd. 18, Jahrg. 1826, Bd. 1.
85. Jarisch, Ueber die Anatomie und Entwickelung des Oberhautpigmentes beim Frosche. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis, Jahrg. 23, 1891.
86. Derselbe, Zur Anatomie und Herkunft des Oberhaut- und Haarpigmentes beim Menschen und den Säugethieren. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis. Zweites Ergänzungsheft, Jahrg. 1891.
87. Derselbe, Ueber die Bildung des Pigmentes in den Oberhautzellen. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis, 24. Jahrg., 1892.
88. Junius, P., Ueber die Hautdrüsen des Frosches. Arch f. mikrosk. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 47, 1896.
89. Kastschenko, N., Ueber die Krappfärbung der Froschgewebe. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 21, 1882.
90. Keller, R., Ueber den Farbenwechsel des Chamäleons und einiger anderer Reptilien. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 61, 1895.
91. Klug, F., Ueber die Hautathmung des Frosches. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth., 1884.
92. Kodis, Th., Epithel und Wanderzelle in der Haut des Froschlarvenschwanzes. Zur Physiologie des Epithels. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth., Jahrg. 1889. Suppl.
93. Kölliker, A., Histologisches über Rhinocryptis (Lepidosiren) annectens Pet. Würzb. naturw. Zeitschr., Bd. 1, 1860.
94. Derselbe, Stiftchenzellen in der Epidermis von Froschlarven. Zoolog. Anz., 8. Jahrg., 1885.
95. Derselbe, Histologische Studien an Batrachierlarven. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog., Bd. 43, Heft 1, 1885. (Bandjahreszahl: 1886.)
96. Derselbe, Woher stammt das Pigment in den Epidermisgebilden? Anat. Anz., 2. Jahrg., 1887.
97. Derselbe, Ueber die Entstehung des Pigmentes in den Oberhautgebilden. Sitzungsber. d. Würzb. physik.-med. Ges. 1887.
98. Derselbe, Ueber die Entstehung des Pigmentes in den Oberhautgebilden. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog., Bd. 45, 1887.
99. Kromayer, E., Die Protoplasmafaserung der Epithelzelle. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 39, 1892.
100. Derselbe, Oberhautpigment der Säugethiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 42, 1893.
101. Derselbe, Einige epitheliale Gebilde in neuer Auffassung. Beiträge zur Pigmentfrage. Dermatol. Zeitschr., Bd. 4, 1897.
102. Krukenberg, C. Fr. W., Die Hautfarbstoffe der Amphibien. Erste Mitth. Die gelben Pigmente der einheimischen Batrachier und die orangefarbigen der Salamandrinen. Vergleichend-physiol. Studien. Zweite Reihe, zweite Abth. 1882.
103. Derselbe, Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Farbstoffe und der Farben. Vergleichend-physiol. Vorträge, Bd. 1, 1886.
104. Kühn, A., Zur Kenntniss des Nervenverlaufes in der Rückenhaut von Rana fusca. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 55, 1900.
105. Kühne, W., Ueber lichtbeständige Farben der Netzhaut. (Unter Mitwirkung v. Dr. W. C. Ayres aus New Orleans.) Unters. a. d. physiol. Inst. d. Univ. Heidelberg, Bd. 1, 1878.
106. Langer, C., Ueber das Lymphgefässsystem des Frosches. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Math.-nat. Cl., Bd. 55, 1. Abth., 1867.

107. Langerhans, P., Ueber mehrschichtige Epithelien. Virchow's Arch., Bd. 58, 1873.
108. Leydig, F.,, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.
109. Derselbe, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857.
110. Derselbe, Vom Bau des thierischen Körpers. Handbuch d. vergl. Anatomie, B. 1. Tübingen 1864.
111. Derselbe, Ueber die Molche (Salamandrina) der württembergischen Fauna. Arch. f. Naturgesch. 1867, Jahrg. 33, Bd. 1, Sep. Berlin 1868.
112. Derselbe, Ueber Organe eines sechsten Sinnes. Zugleich als Beitrag zur Kenntniss des feineren Baues der Haut bei Amphibien und Reptilien. Nova Acta Ac. Caesar. Leopold.-Carol. German. nat. Curios., Bd. 34, 1868.
113. Derselbe, Ueber die Kopfdrüsen einheimischer Ophidier. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 9, 1873.
114. Derselbe, Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 12, 1876.
115. Derselbe, Ueber den Bau der Zehen bei Batrachiern und die Bedeutung des Fersenhöckers. Morpholog. Jahrb., Bd. 2, 1876.
116. Derselbe, Ueber die Schwanzflosse, Tastkörperchen und Endorgane der Nerven bei Batrachiern. Arch. f. mikr. Ant., Bd. 12, 1876.
117. Derselbe, Die anuren Batrachier der deutschen Fauna. Bonn 1877.
118. Derselbe, Neue Beiträge zur anatomischen Kenntniss der Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische. Festschr. d. Naturforsch. Ges. zu Halle 1879.
119. Derselbe, Ueber Verbreitung der Thiere im Rhöngebirge und Mainthal mit Hinblick auf Eifel und Rheinthal. Verhandl. d. nat.-hist. Ver. d. preuss. Rheinlande und Westfalens, 38. Jahrg. (4. Folge, 8. Jahrg.) 1881.
120. Derselbe, Stiftchenzellen in der Oberhaut von Batrachierlarven. Zoolog. Anz., 8. Jahrg., 1885.
121. Derselbe, Ueber das Blau in der Farbe der Thiere. Zoolog. Anz., 8. Jahrg., 1885.
122. Derselbe, Pigmente der Hautdecke und der Iris. Verh. d. physik.-med. Ges. zu Würzburg. N. F., Bd. 22, 1889.
123. Derselbe, Blaufarbiger Wasserfrosch, Leuchtflecken der Ellritze. Der zool. Garten, 33. Jahrg., 1892.
124. Derselbe, Integument brünstiger Fische und Amphibien. Biolog. Centralbl., Bd. 12, 1892.
125. Derselbe, Zum Integument niederer Wirbelthiere abermals. Biolog. Centralbl., Bd. 12, 1892.
126. Lister, Jos., On the cutaneous pigmentary system of the frog. (Commun. by Dr. Sharpey.) Philos. Transact. of the royal Soc. of London. Vol. 148. For the year 1858. London 1859.
127. Lode, A., Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Farbenwechsels der Fische. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Math.-nat. Cl., Bd. 99, Abth. III, Jahrg. 1890. Wien 1891.
128. Luchsinger, B., Die Schweissabsonderung und einige verwandte Secretionen bei Thieren. Hermann's Handb. d. Physiol., Bd. 5, Thl. 1, 1883.
129. Marcacci, A., L'asphyxie chez les animaux à sang froid. Arch. ital. de Biolog., T. 21, 1894.
130. Derselbe, Les rapports des organes de la respiration et de la natation chez les pulmonées aquatiques. Arch. ital. de Biolog., T. 22, 1895.
131. Massie, J. H., Glands and nerve-endings in the skin of Tadpole. Journ. of comparat. neurolog., Vol. IV, 1894.

132. Maurer, F., Glatte Muskelzellen in der Cutis der Anuren und ihre Beziehungen zur Epidermis. Morphol. Jahrb., Bd. 21, 1894.
133. Derselbe, Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895.
134. Derselbe, Die Vascularisirung der Epidermis bei anuren Amphibien zur Zeit der Metamorphose. Morphol. Jahrb., Bd. 26, 1898.
135. Mayer, S., Beiträge zur Histologie und Physiologie des Epithels. Lotos, Jahrb. f. Naturwissensch., N. F., Bd. 12. (Der ganzen Reihe 40. Bd.) 1892.
136. Derselbe, Zur Lehre vom Flimmerepithel, insbesondere bei Amphibienlarven. Anat. Anz., Bd. 14, 1898.
137. Mertsching, Histologische Studien über Keratohyalin und Pigment. Virchow's Arch., Bd. 116, 1889.
138. Meyer, Lothar, Ueber die Abhängigkeit der Gefässe und der Pigmentzellen beim Frosch von dem Nerveneinfluss. Virchow's Arch., Bd. 6, 1854.
139. Meyerson, S., Zur Pigmentfrage. Virchow's Arch., Bd. 118, 1889.
140. Milne Edwards, H., Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homne et des animaux. T. I. Paris 1857. (Hautrespiration.) T. II. Paris 1857. (Flimmern an den Kiemen.) T. X. Paris 1872. (Flimmern der Larven-Epidermis.)
141. Mitrophanow, P., Ueber die Endigungsweise der Nerven im Epithel der Kaulquappen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth., Jahrg. 1884.
142. Derselbe, Die Nervenendigungen im Epithel der Kaulquappen und die Stiftchenzellen von Prof. A. Kölliker. Zool. Anz., 9. Jahrg., 1886.
143. Müller, H., Bewegungserscheinungen an ramificirten Pigmentzellen in der Epidermis. Würzburg. naturw. Zeitschr., Bd. 1, 1860.
144. Müller, Joh., Handbuch der Physiologie des Menschen. Bd. 2. Coblenz 1840. (Wimperbewegung der Frochlarven-Epidermis, S. 8.)
145. Derselbe, Handbuch der Physiologie des Menschen. Bd. 1. 4. Aufl. 1844. (S. 225: Athmung.)
146. Newport, G., On the impregnation of the Ovum in the Amphibia (First series). Philos. Transact. of the Royal Soc. of London 1851.
147. Nicoglu, Ph., Ueber die Hautdrüsen der Amphibien. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog., Bd. 56, 1893.
148. Nussbaum, M., Ueber den Verlauf und die Endigung pheripherer Nerven. Verhandl. d. anat. Ges. a. d. 9. Vers. zu Basel 1895.
149. Openchowski, Th., Histologisches zur Innervation der Drüsen. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 27, 1882.
150. Ottendorf, G., Die Plexusbildung der Nerven in der Mittellinie der Rückenhaut der einheimischen Frösche. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 53, 1899.
151. Pfitzner, W., Die Epidermis der Amphibien. Morphol. Jahrb., Bd. 6, 1880.
152. Derselbe, Nervenendigungen im Epithel. Morphol. Jahrb., Bd. 7, 1882.
153. Pflüger, E., und Smith, W. J., Untersuchungen über Bastardirung der anuren Batrachier und die Principien der Zeugung. I. Theil. Experimente über Bastardirung der anuren Batrachier. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Thiere, Bd. 32, 1883.
154. Pouchet, Note sur la mutabilité de la coloration des Reinettes et sur la structure microscopique de leur peau (Extrait). Compt. rend. hebd. des séances de l'Acad. d. sciences, T. 27, 1848.
155. Derselbe, Des changements de coloration sous l'influence des nerfs. (Mém. cour. par l'Ac. d. sciences. Prix de Physiol. expérimentale 1874.) Journ. de l'Anatomie et de la Physiol., T. 12, 1876.
156. Rabl, C., Ueber die Principien der Histologie. Verhandl. d. anat. Ges. a. d. 3. Vers. in Berlin 1889.

157. Rabl, H., Ueber die Herkunft des Pigments in der Haut der Larven der urodelen Amphibien. Anat. Anz., Bd. 10, 1895.
158. Derselbe, Pigment und Pigmentzellen in der Haut der Wirbelthiere. Ergebn. d. Anatomie u. Entwickelungsgesch., Bd. 6, 1896. Wiesbaden 1897.
159. Ranvier, L., Morphologie du système lymphatique. De l'origine des lymphatiques dans la peau de la Grenouille. Compt. rend. hebd. d. séances de l'Acad. des sciences. T. 120, 1895.
160. Rathke, H., Ueber die Beschaffenheit der Lederhaut bei Amphibien und Fischen. Arch. f. Anat., Physiol. und wissensch. Med., Jahrg. 1847.
161. Regnault, V., et Reiset, J., Recherches chimiques sur la respiration des animaux des divers classes. Extr. des Annales de Chimie et de Physique. 3. série. T. 26. Paris 1849.
162. Retzius, G., Kleinere Mittheilungen aus dem Gebiete der Nervenhistologie. (IV. Zur Kenntniss der Drüsennerven.) Biolog. Unters. N. F., Bd. 4, 1892.
163. Riehl, G., Zur Kenntniss des Pigmentes im menschlichen Haar. Vierteljahrsschr. f. Dermatol. u. Syphilis, 11. Jahrg., 1884. (= N. F. d. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis. Der Reihenfolge 16. Jahrg.)
164. Rösel von Rosenhof, J. A., Naturgeschichte der Frösche Deutschlands. Neue vom Präs. J. C. D. von Schreber verbesserte und von Dr. und Prof. J. Wolf mit einem ergänzenden Nachtr. versehene Aufl. Nürnberg 1815.
165. Rosenthal, J., Ueber das elektromotorische Verhalten der Froschhaut. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1865.
166. Rudneff, M., Ueber die epidermoidale Schicht der Froschhaut. Vorl. Mitth. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 1, 1865.
167. Rudolphi, C. A., Grundriss der Physiologie, Bd. 2, Abth. 2. Berlin 1828. (Hautathmung.)
168. Schiff, Remarques inédites sur la Rana oxyrrhina et la R. temporaria. In: Thomas, A., Notes sur deux espèces de Grenouilles observées depuis quelques années en Europe. Ann. d. sciences nat., 4. sér., Zoologie, T. 4, 1855.
169. Schuberg, A., Ueber den Bau und die Function der Haftapparate des Laubfrosches. Arb. a. d. zoolog.-zootom. Inst. zu Würzburg, Bd. 10, 1891.
170. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Amphibienhaut. Zoolog. Jahrbücher, Abth. f. Anat. u. Ontogenie d. Thiere, Bd. 6, 1893.
171. Schultz, P., Ueber die Giftdrüsen der Kröten und Salamander. Eine histolog. Studie. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 34, 1889.
172. Schultze, M., Stachel- und Riffzellen, neue Zellenformen in den tieferen Schichten der Pflasterepithelien. Centralbl. f. d. med. Wissensch., 2. Jahrg., 1864.
173. Derselbe, Stachel- und Riffzellen. Centralbl. f. d. med. Wiss., 2. Jahrg., 1864.
174. Schulze, F. E., Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 3, 1867. (Epidermis der Amphibien.)
175. Derselbe, Ueber cuticulare Bildungen und Verhornung von Epithelzellen bei den Wirbelthieren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 5, 1869.
176. Derselbe, Ueber die Verbindung der Epithelzellen untereinander. Math. u. naturw. Mitth. a. d. Sitzungsber. d. kgl. preuss. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, Jahrg. 1896. Berlin 1896.
177. Schwalbe, G., Ueber den Farbenwechsel winterweisser Thiere. Beitrag zur Lehre vom Haarwechsel und zur Frage nach der Herkunft des Hautpigmentes. Morphol. Arb., herausg. v. G. Schwalbe, Bd. 2, H. 3, 1893.
178. Seeck, Osk., Ueber die Hautdrüsen einiger Amphibien. Inaug.-Dissert. d. med. Fac. Dorpat 1891.
179. Semper, C., Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere. Thl. 1. Leipzig 1880.

180. Sharpey, W., On a peculiar motion excited in Fluids by the surfaces of certain animals. The Edinburgh medic. and surgic. Journ., Vol. 34, 1830.
181. Derselbe, Cilia. The Cyclopaedia of Anatomy and Physiology. Ed. by Robert B. Todd, Vol I. London 1836.
182. Siebold, C. Th. v., Zoologische Notizen. Arch. f. Naturgesch., 18. Jahrg., 1. Bd., 1852.
183. Smith, W. R., A case of hermaphroditism in a common frog (Rana temporaria.) The Journ. of Anat. and Physiol. normal and patholog., Vol. 24. (N. S., Vol. 4.) 1890.
184. Spallanzani, L., Mémoires sur la respiration traduits en français d'après son manuscript inédit par Jean Senebier. Genève 1803.
185. Steenstrup, Beobachtungen über einige Amphibien Dänemarks. Amtl. Bericht ü. d. 24. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte in Kiel im Sept. 1846. Kiel 1847.
186. Steinach, E., Demonstration pigmentirter glatter Muskelfasern. Verh. d. anat. Ges. a. d. 5. Vers. in München 1891.
187. Derselbe, Ueber Farbenwechsel bei niederen Wirbelthieren, bedingt durch die directe Wirkung des Lichtes auf die Pigmentzellen. (Vorl. Mittheil.) Centralbl. f. Physiol. 1891.
188. Steinbuch, J. G., Analecten neuer Beobachtungen und Untersuchungen für die Naturkunde. Fürth 1802. (II. Beobachtungen über den Larvenzustand, vorzüglich über das Athmen der jungen Sumpfeidechsen.)
189. Stieda, L., Ueber den Bau der Haut des Frosches. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1865.
190. Stirling, W., On the extent to which absorption can take place through the skin of the frog. The Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 11, 1877.
191. Stricker, S., und Spina, A., Untersuchungen über die mechanischen Leistungen der acinösen Drüsen. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Math.-nat. Cl. Bd. 80, Abth. III, Jahrg. 1879. Wien 1880.
192. Swirski, G. v., Ueber ein wenig beachtetes Merkmal zur Geschlechtsbestimmung der Rana temporaria (autorum). Centralbl. f. Physiol. 1900.
193. Szczesny, O., Beiträge zur Kenntniss der Textur der Froschhaut. Inaug.-Dissert. Dorpat 1867.
194. Thilenius, G., Der Farbenwechsel von Varanus griseus, Uromastix acanthinurus und Agame inermis. Morpholog. Arb. herausgeg. v. G. Schwalbe. Bd. 7, 1897.
195. Thomas, A., Note sur deux espèces de grenouilles observées depuis quelques années en Europe. Ann. des sciences nat., 4. série, Zoologie, Tome IV, 1855.
196. Tonkoff, W., Ueber die elastischen Fasern in der Froschhaut. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 57, 1900.
197. Townson, R., Observationes physiologicae de Amphibiis. Partis secundae de absorptione fragmentum. Gottingae 1795.
198. Unna, P. G., Die Fortschritte der Hautanatomie in den letzten fünf Jahren. VI. Das Pigment der Haut. Monatsh. f. prakt. Dermatol., Bd. 8, 1889.
199. Virchow, R., Chromatophoren beim Frosch. Virchow's Arch. f. pathol. Anat., Bd. 6, 1854.
200. Vollmer, E., Ein Beitrag zur Lehre von der Regeneration, speciell der Hautdrüsen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 42, 1893.
201. Walter, G., Mikroskopische Untersuchung der am Vorderfusse des Froschmännchens befindlichen Drüse. Verh. d. naturhist. Vereins d. preuss. Rheinlande u. Westfalens, Jahrg. 1851.
202. Weiss, O., Ueber die Hautdrüsen von Bufo cinereus. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 53, 1899.

203. Werner, F., Ueber die Veränderung der Hautfarbe bei europäischen Batrachiern. Verh. d. k. k. zoolog.-botan. Ges. in Wien, Bd. 40, Jahrg. 1890. Wien 1890.
204. Derselbe, Albinismus und Melanismus bei Reptilien und Amphibien. Verh. d. k. k. zoolog.-botan. Ges. in Wien, Bd. 43, Jahrg. 1893. Wien 1894.
205. Wittich, v., Die grüne Farbe der Haut unserer Frösche, ihre physiologischen und pathologischen Veränderungen. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Medicin, Jahrg. 1854.
206. Derselbe, Der Mechanismus der Haftzehen von Hyla arborea. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Medicin, Jahrg. 1854.
207. Derselbe, Entgegnung auf Herrn Harless': „Ueber die Chromatophoren des Frosches." Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1854.
208. Wolff, G., Die Cuticula der Wirbelthierepidermis. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. 23, 1889.
209. Wolkenstein, A. v., Zur Frage über die Resorption der Haut. Centralbl. f. d. med. Wissensch., Jahrg. 13, 1875.
210. Zalesky, Ueber das Samandarin. Das Gift der Salamandra maculata. Med.-chem. Untersuch., herausgeg. v. Felix Hoppe-Seyler. Heft 1, 1866.
211. Zeller, A., Die Abscheidung des indigschwefelsauren Natrons in den Drüsen. Virchow's Arch. f. patholog. Anat., Bd. 73, 1878.

Sensible Nervenendigungen und Sinnesorgane der Haut.

1. Bugnion, Ed., Siehe Integument Nr. 22.
2. Bunge, R., Die Nervenendigungen der Froschhaut. Inaug.-Diss., med. Fac., Halle a. S. 1892.
3. Canini, A., Siehe Integument Nr. 26.
4. Ditlevsen, J. G., Beitrag zur Kenntniss der Nerven der Oberhaut. Centralbl. f. d. med. Wissensch., 14. Jahrg., 1876.
5. Eberth, C. J., und Bunge, R., Die Endigungen der Nerven in der Haut des Frosches. Anat. Hefte, Bd. 2, 1893. (H. 5: 1892.)
6. Frenkel, S., Siehe Integument Nr. 60.
7. Gaule, J., Siehe Canini.
8. 9. Hensen, V., Siehe Integument Nr. 77 u. 78.
10. Huber, O., Siehe Integument Nr. 83.
11. Kallius, E., Endigungen sensibler Nerven bei Wirbelthieren. Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 5, 1895. Wiesbaden 1896.
12. Keibel, F., Ontogenese und Phylogenese von Haar und Feder. Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 5, 1895. Wiesbaden 1896.
13. Kölliker, A., Ueber neue Sinnesorgane von Froschlarven. Sitzungsber. d. physik.-med. Ges. zu Würzburg, Jahrg. 1885.
14. 15. Derselbe, Siehe Integument, Nr. 94 u. 95.
16. Langerhans, P., Ueber die Haut der Larve von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 9, 1873.
17. 18. 19. Leydig, Fr., Siehe Integument Nr. 111, 112, 116.
20. Macallum, A. B., The nerve terminations in the cutaneous epithelium of the tadpole. Quart. Journ. of micr. science, Vol. 26, New Ser. 1886.
21. Malbranc, M., Bemerkung betreffend die Sinnesorgane der Seitenlinie der Amphibien. Centralbl. f. d. med. W., 13. Jahrg., 1875.
22. Derselbe, Von der Seitenlinie und ihren Sinnesorganen bei Amphibien. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog., Bd. 26, 1875.
23. Massie, J. H., Siehe Integument Nr. 131.
24. Maurer, F., Hautsinnesorgane, Feder- und Haaranlagen und deren gegen-

seitige Beziehungen. Ein Beitrag zur Phylogenie der Säugethierhaare. Morph. Jahrb., Bd. 18, 1892.
25. Maurer, F., Zur Physiologie der Säugethierhaare. Morph. Jahrb., Bd. 20, 1893.
26. Derselbe, Zur Frage von den Beziehungen der Haare der Säugethiere zu den Hautsinnesorganen niederer Wirbelthiere. Morph. Jahrb., Bd. 20, 1893.
27. Derselbe, Siehe Integument Nr. 133.
28. Derselbe, Zur Kritik meiner Lehre von der Phylogenese der Säugethierhaare. Morph. Jahrb., Bd. 26., 1898.
29. Merkel, F., Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere. Rostock 1880.
30. Mitrophanow, Paulus, Siehe Integument Nr. 141.
31. Derselbe, Zur Entwickelungsgeschichte und Innervation der Nervenhügel der Urodelenlarven. Biolog. Centralbl., Bd. 7, 1887/88.
32. Paschutin, V., Neue Versuche über den Tastapparat des Frosches. Henle u. Pfeuffer, Zeitschr. f. rationelle Med., 3. Reihe, Bd. 28.
33. Retzius, G., Ueber die sensiblen Nervenendigungen in den Epithelien bei den Wirbelthieren. Biolog. Untersuch., N. F., Bd. 4.
34. Derselbe, Ueber die neuen Principien in der Lehre von der Einrichtung des sensiblen Nervensystems. Biolog. Untersuch., N. F., Bd. 4, 1892.
35. Derselbe, Die Nervenendigungen in den Endknospen resp. Nervenhügeln der Fische und Amphibien. Biolog. Untersuch,, N. F., Bd. 4, 1892.
36. Schulze, Fr. E., Ueber die Nervenendigung in den sogenannten Schleimcanälen der Fische und über entsprechende Organe der durch Kiemen athmenden Amphibien. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1861.
37. Derselbe, Ueber die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 6, 1870.
38. Strong, O. S., The cranial nerves of Amphibia. A Contribution to the morphology of the vertebrate Nervous System. Journ. of Morphology, Vol. 10, 1895.
39. Waldeyer, Ueber die Endigungsweise der sensiblen Nerven. Nach Untersuchungen von Dr. V. Izquierdo mitgetheilt. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 17. 1880.
40. Zimmermann, Discussion zu dem Vortrag von Retzius über die peripherische Endigungsweise der Gehörnerven. Verh. d. anat. Ges. a. d. 6. Vers. in Wien 1892.

Sensible Nervenendigungen und Sinnesorgane der Mundschleimhaut.

1. Arnold, J., Die Demonstration der Nervenendausbreitung in den Papillae fungiformes der lebenden Froschzunge. Anat. Anz., Bd. 17, 1900.
2. Arnstein, C., Die Methylenblaufärbung als histologische Methode. Anat. Anz., Bd. 2, 1887.
3. Derselbe, Die Nervenendigungen in den Schmeckbechern der Säuger. Arch. f. mikr. Ant., Bd. 41, 1893.
4. Beale, L. S., News observations upon the minute anatomy of the papillae of the frogs tongue. Philos. transact. of the Royal. Soc. of London 1865, Vol. 155.
5. Bethe, A., Die Nervenendigungen im Gaumen und in der Zunge des Frosches. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 44, 1895.
6. Billroth, Th., Ueber die Epithelialzellen und die Endigungen der Muskel- und Nervenfasern in der Zunge. Deutsche Klinik 1857.
7. Derselbe, Ueber die Epithelialzellen der Froschzunge, sowie über den Bau der Cylinder- und Flimmerepithelien und ihr Verhältniss zum Bindegewebe. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med. 1858.

8. Brücke, Ueber eine Beobachtung des Herrn Molin von Verzweigungen der Primitivnervenröhren. Sitzungsber. d. k. Ak. d. Wissensch. Math.-nat. Cl. Bd. 3, Jahrg. 1849, 2. Abth.
9. Ehrlich, P., Ueber die Methylenblaureaction der lebenden Nervensubstanz. Deutsche med. Wochenschr., Bd. 12, 1886.
10. Engelmann, Th. W., Ueber die Endigungsweise der Geschmacksnerven des Frosches. Vorl. Mitth. Centralbl. f. d. med. Wissensch., 5. Jahrg., 1867.
11. Derselbe, Over de uiteinden der smaakzenuwen in de tong van den Kikvorsch. Arch. voor Nat.- en Geneesk. III. Onderzoekingen gedan in het physiol. Laborat. der Utrecht'sche hoogschool. Tweede reecks I. 1867/68.
12. Derselbe, Ueber die Endigungen der Geschmacksnerven in der Zunge des Frosches. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog., Bd. 18, 1868. (Heft I: 1867.)
13. Derselbe, Die Geschmacksorgane. Stricker's Handb. d. Lehre v. d. Geweben. Bd. 2, 1872.
14. Fajersztajn, J., Recherches sur les terminaisons des nerfs dans les disques terminaux chez la grenouille (Rana esculenta, Rana temporaria). Arch. de zoolog. expériment. et générale. II. Sér., T. 7, 1889.
15. Fixsen, C., De linguae raninae textura disquisitiones microscopicae. Dissert. inaug. Dorpati Livonorum 1857.
16. Gaupp, E., Bemerkung, betreffend das Epithel auf den Papillen der Froschzunge. Anat. Anz., Bd. 20, 1901.
17. Gottschau, M., Ueber Geschmacksorgane der Wirbelthiere. Biolog. Centralbl., Bd. 2, 1882/83.
18. Hartmann, R., Ueber die Endigungsweise der Nerven in den Papillae fungiformes der Froschzunge. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1863.
19. Holl, M., Zur Anatomie der Mundhöhle von Rana temporaria. Sitzungsber. d. k. Ak. d. Wissensch. Math.-nat. Cl. Bd. 95, Abth. III. Wien 1887.
20. Derselbe, Zur Anatomie der Mundhöhle von Lacerta agilis. Sitzungsber. d. k. Ak. d. Wissensch. Math.-nat. Cl. Bd. 96, Abth. III, 1887.
21. Hoyer, Mikroskopische Untersuchungen über die Zunge des Frosches. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1859.
22. Kallius, E., Siehe Sensible Nervenendigungen und Sinnesorgane der Haut. Nr. 11.
23. Key, E. A., Ueber die Endigungsweise der Geschmacksnerven in der Zunge des Frosches. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1861.
24. Krause, W., Nervenendigungen beim Frosch. Anatomische Untersuchungen von W. Krause. Hannover 1861.
25. Lenhossék, M. v., Die Nervenendigungen in den Endknospen der Mundschleimhaut der Fische. Vorl. Mitth. Verh. d. naturf. Ges. zu Basel, Bd. 10, 1892.
26. Derselbe, Der feinere Bau und die Nervenendigungen der Geschmacksknospen. Vorl. Mitth. Anat. Anz., Jahrg. 8, 1893.
27. Leydig, Fr., Zelle und Gewebe. Bonn 1885.
28. Merkel, Fr., Siehe Sensible Nervenendigungen und Sinnesorgane der Haut. Nr. 29.
29. Molin, siehe Brücke.
30. Nagel, W. A., Vergleichend-physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibl. zoolog. 1894.
31. Niemack, J., Der nervöse Apparat in den Endscheiben der Froschzunge. Anat. Hefte, Bd. II, Heft 2, 1892. (Jahreszahl des Bandes: 1893.)
32. Retzius, G., Die Nervenendigungen in dem Geschmacksorgan der Säugethiere und Amphibien. Biolog. Untersuch., N. F., Bd. 4, 1892.

33. Retzius, G., Siehe Nervenendigungen und Sinnesorgane der Haut, Nr. 33.
34. Schulze, Fr. E., Die Geschmacksorgane der Froschlarven. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 6, 1870.
35. Derselbe, Ueber die inneren Kiemen der Batrachierlarven. I. Mitth. Ueber das Epithel der Lippen, der Mund-, Rachen- und Kiemenhöhle erwachsener Larven von Pelobates fuscus. Abh. d. Kgl. Preuss. Ak. d. Wissensch., Berlin 1888.
36. Stricker, S., Untersuchungen über die Papillen in der Mundhöhle der Froschlarven. Sitzungsber. d. k. Ak. d. Wissensch., Math.-nat. Cl., Bd. 26, Jahrg. 1857. Wien 1858.
37. Strong, O. S., Siehe Sensible Nervenendigungen und Sinnesorgane der Haut, Nr. 38.
38. Vintschgau, M. v., Physiologie des Geschmackssinns und des Geruchssinns. Hermann's Handb. d. Physiol., Bd. 3, Thl. 2, 1880.
39. Waller, A., Microscopic examination of some of the principal tissues of the animal frame as observed in the tongue of the living frog, toad etc. The London, Edinburgh and Dublin philosophic. Magaz. and Journ. of science, Vol. 29, 1846.
40. Derselbe, Microscopic examination of the papillae and nerves of the tongue of the frog, with observations on the mechanism of Taste. The London, Edinburgh and Dublin philosoph. Magaz. and Journ. of science, Vol. 30, 1847.
41. Derselbe, Minute structure of the organ of taste in vertebrate animals. Proceedings of the Royal Soc. of London, Vol. V, 1843 bis 1850. London 1851. (1848.)
42. Derselbe, Minute structure of the papillae and nerves of the tongue of the frog and toad. (Communicated by Richard Owen.) Philosoph. Transact. of the Royal Soc. of London 1849. Pt. I, 1849.

Sensible Nervenendigungen und Sinnesorgane in der Tiefe des Körpers.

1. Baum, Jul., Beiträge zur Kenntniss der Muskelspindeln. Anat. Hefte, Bd. 13, Heft 2. 2 Taf.
2. Buchalow, W., Peripherische Nervenapparate des Muskelgefühles bei den Fröschen. Arb. d. Naturf.-Ges. zu Kasan, Bd. 20, 1895. (Unzugänglich.)
3. Cattaneo, A., Organes nerveux terminaux musculo-tendineux, leurs conditions normales et leur manière de se comporter après la section des racines nerveuses et des nerfs spinaux. Arch. italiennes de biologie, T. 10, 1888.
4. Ciaccio, G. V., Sur les plaques nerveuses finales dans les tendons vertébrés. Nouvelles recherches microscopiques. Arch. ital. de biologie, T. 14, 1891.
5. Cuccati, Nuove osservazioni intorno al distribuimento e alla terminazione delle fibre nervee nella vescica urinaria di alcuni anfibi, rettili e mammiferi. Memorie della R. Acc. delle science dell' Istituto di Bologna, Ser. quarta, T. 9, 1888.
6. Derselbe, Sopra il distribuimento e la terminazione delle fibre nervee nei polmoni della Rana temporaria. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 5, 1888.
7. Dogiel, A. S., Methylenblautinction der motorischen Nervenendigungen in den Muskeln der Amphibien und Reptilien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 35, 1890.
8. Ehrlich, P., Siehe Sensible Nervenendigungen und Sinnesorgane der Mundschleimhaut, Nr. 9.
9. te Gempt, D., Ein Beitrag zur Lehre von den Nervenendigungen im Bindegewebe. Inaug.-Dissert. med. Fac. Kiel 1877.

10. Golgi, C., Intorno alla distribuzione e terminazione dei nervi nei tendini dell' uomo e di altri vertebrati. Reale Istituto Lombardo di scienze e lettere. Rendiconti, Ser. II, Vol. 11, 1878.
11. Derselbe, Ueber die Nerven der Sehnen des Menschen und anderer Wirbelthiere und über ein neues nervöses musculo-tendinöses Endorgan. (Aus dem Jahre 1880.) Untersuchungen über den feineren Bau des centralen und peripherischen Nervensystems. Uebers. v. Teuscher. Jena 1894.
12. Grünstein, N., Zur Innervation der Harnblase. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 55, H. 1, 1899. (Jahreszahl d. Bandes: 1900.)
13. Kerschner, L., Bemerkungen über ein besonderes Muskelsystem im willkürlichen Muskel. Anat. Anz., Jahrg. 3, 1888.
14. Derselbe, Beitrag zur Kenntnisss der sensiblen Endorgane. Anat. Anz., Jahrg. 3, 1888.
15. Derselbe, Ueber Muskelspindeln. Verh. d. anat. Ges. a. d. 6. Vers. in Wien 1892. (Mitgeth. von v. Ebner.)
16. Derselbe, Ueber die Fortschritte in der Erkenntniss der Muskelspindeln. Anat. Anz., Jahrg. 8, 1893.
17. Derselbe, Bemerkungen zu Herrn Dr. Angelo Ruffini's Aufsatz: „Considerazioni critiche sui recenti studi dell' apparato nervoso nei fusi muscolari". Anat. Anz., Bd. 9, 1894.
18. Kölliker, A., Untersuchungen über die letzten Endigungen der Nerven. Erste Abhandlung: Ueber die Endigung der Nerven in den Muskeln des Frosches. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 12, H. 2, 1862. (Jahresz. d. Bds.: 1863.)
19. Derselbe, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Sechste Aufl., Bd. 1, Leipzig 1889.
20. Löwe, L., Kleinere histologische Mittheilungen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 16, 1879.
21. Odenius, M. W., Undersökningar öfver de sensibla Muskelnerverna. Nord. med. Arkiv, Bd. 4, 1872. (In Hofmann u. Schwalbe's Jahresber., Bd. I, Liter. 1872. Leipzig 1873. v. Retzius referirt.)
22. Pansini, S., Des terminaisons des nerfs sur les tendons des vertébrés. Arch. ital. de biologie, T. 11, 1889.
23. Reichert, K. B., Ueber das Verhalten der Nervenfasern bei dem Verlauf, der Vertheilung und Endigung in einem Hautmuskel des Frosches (Rana temporaria). Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1851.
24. Rollett, A., Ueber einen Nervenplexus und Nervenendigungen in einer Sehne. Sitzungsber. d. k. Ak. d. Wissensch., Math.-nat. Cl. Bd. 73, Abth. III, Jahrg. 1876. Wien 1876.
25. Ruffini, A., Sur la terminaison nerveuse dans les faisceaux musculaires et sur leur signification physiologiques. Arch. ital. de biologie, T. 18, 1892.
26. Derselbe, Considerazioni critiche sui recenti studi dell' apparato nervoso nei fusi muscolari. Anat. Anz., Bd. 9, 1894.
27. Sachs, Physiologische und anatomische Untersuchungen über die sensiblen Nerven der Muskeln. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1874.
28. Derselbe, Die Nerven der Sehne. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1875.
29. Smirnow, A., Ueber Nervenendknäuel in der Froschlunge. Anat. Anz., Bd. 3, 1888.
30. Derselbe, Die Nerven und Sehnen bei Rana temporaria, Rana esculenta und Bufo vulgaris. Beilage z. 73. Bde. d. k. Ak. d. Wissensch., St. Petersburg 1893. (Russisch; citirt nach Stieda, L., Bericht über die russ. Literatur [Anatomie, Histologie, Embryologie] der letzten Jahre. Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 3, 1893. Wiesbaden 1894.)

31. Smirnow, A., Ueber die sensiblen Nervenendigungen im Herzen bei Amphibien und Säugethieren. Anat. Anz., Bd. 10, 1895.
32. Tschiriew, S., Sur les terminaisons nerveuses dans les muscles striés. Arch. de physiol. normale et patholog., 2. sér., T. 6, 1879. (Onzième année.)]

Geruchsorgan.

1. Arnstein, C., Siehe Sensible Nervenendigungen und Sinnesorgane der Mundschleimhaut, Nr. 2.
2. Babuchin, Das Geruchsorgan. Stricker's Handbuch d. Lehre v. d. Geweben, Bd. 2, 1872.
3. Bancroft, J. R., The nasal organs of Pipa americana. Bull. of the Essex Inst., Vol. 27, 1895.
4. Bawden, H. H., The nose and Jacobson's Organ with especial reference to Amphibia. The Journ. of comparat. neurolog., Vol. 4, 1894.
5. Beard, J., The nose and Jacobson's Organ. Morpholog. Stud., Vol. I, 1889.
6. Blaue, J., Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien, namentlich über Endknospen als Endapparate des Nervus olfactorius. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth., Jahrg. 1884.
7. Born, G., Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Morphol. Jahrb., Bd. 2, 1876.
8. Bruner, H. L., Description of new facial muscles in Anura with new observations on the nasal muscles of Salamandridae. Anat. Anz., Bd. 15, 1899.
9. Derselbe, The smooth facial muscles of Anura and Salamandrina, a contribution to the Anatomy and Physiology of the respiratory mechanism of the Amphibians. Morphol. Jahrb., Bd. 29, 1902.
10. Brunn, A. v., Die Membrana limitans olfactoria. Vorl. Mitth. Centralbl. f. d. med. Wissensch., Jahrg. 12, 1874.
11. Derselbe, Untersuchungen über das Riechepithel. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 11, 1875.
12. Derselbe, Weitere Untersuchungen über das Riechepithel und sein Verhalten zum Nervus olfactorius. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 17, 1880.
13. Cisoff, Zur Kenntniss der Regio olfactoria. (Mitgeth. v. Prof. Arnstein.) Centralbl. f. d. med. Wissensch., Jahrg. 12, 1874.
14. Derselbe, Zur Frage über die Endigung des Riechnerven beim Frosche. (Russisch.) Arb. d. naturf. Ges. a. d. Univers. Kasan, Bd. 8, Lief. 1, 1879.
15. Clarke, J., Ueber den Bau des Bulbus olfactorius und der Geruchsschleimhaut. Nach d. engl. Manuscr. ins Deutsche übers. v. A. Kölliker. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog., Bd. 11, H. 1, 1861. (Jahrg. d. Bandes: 1862.)
16. Colasanti, G., Untersuchungen über die Durchschneidung des Nervus olfactorius bei Fröschen. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1875.
17. Corning, H. K., Ueber einige Entwickelungsvorgänge am Kopfe der Anuren. Morph. Jahrb., Bd. 27, 1899.
18. Cuvier, Rapport fait à l'Institut, sur un mémoire de M. Jacobson, intitulé: Description anatomique d'un organ observé dans les mammifères. Annales du muséum d'histoire naturelle, T. 18, 1811.
19. Disse, J., Ueber die erste Entwickelung des Riechnerven. Sitzungsber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturw. Marburg 1896.
20. Derselbe, Die erste Entwickelung des Riechnerven. Anat. Hefte, Bd. 9, 1897.
21. Derselbe, Riechschleimhaut und Riechnerv bei den Wirbelthieren. I. Ergebnisse d. Anatomie u. Entwickelungsgesch., Bd. 10: 1900. Wiesbaden 1901.
22. Derselbe, Riechschleimhaut und Riechnerv bei den Wirbelthieren. II. Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 11: 1901. Wiesbaden 1902.

23. Dogiel, A., Ueber den Bau des Geruchsorgans bei Fischen und Amphibien. Biolog. Centralbl., Bd. 6, Nr. 4, 1886. Erlangen 1887.
24. Derselbe, Ueber den Bau des Geruchsorgans bei Ganoiden, Knochenfischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 29, 1887.
25. Derselbe, Berichtigung zu der Arbeit von Dr. A. Dogiel: Ueber den Bau des Geruchsorgans der Ganoiden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 29, 1887.
26. Ebner, V. v., A. Kölliker's Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. Aufl., Bd. 3, 2. Hälfte, 1902.
27. Ecker, A., Ueber das Epithelium der Riechschleimhaut und die wahrscheinliche Endigung der Geruchsnerven beim Menschen und bei den Säugethieren. Ber. über d. Verh. d. Ges. f. Beförd. d. Naturwissensch., Freiburg i. Br. Nr. 12, Nov. 1855. (Heft II, 1856.)
28. Derselbe, Ueber die Geruchsschleimhaut des Menschen. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog., Bd. 8, 1857.
29. Eckhard, C., Ueber die Endigungsweise des Geruchsnerven. Beitr. z. Anat. u. Physiol., Bd. I. Giessen 1858. (Heft I, in dem die Abhandlung steht, ist schon 1855 erschienen.)
30. Ehrlich, P., Siehe Sensible Nervenendigungen und Sinnesorgane der Mundschleimhaut, Nr. 9.
31. Erichsen, J., De textura nervi olfactorii ejusque ramorum. Dissert. inaug. ord. med. Dorpati Livonorum 1857.
32. Exner, S., Untersuchungen über die Riechschleimhaut des Frosches. Sitzungsberichte d. k. Ak. d. Wissensch. Math.-nat. Cl. Wien. Bd. 63, Abth. II, Jahrg. 1871.
33. Derselbe, Weitere Studien über die Structur der Riechschleimhaut bei Wirbelthieren. Sitzungsber. d. k. Ak. d. Wissensch. Math.-nat. Cl. Bd. 65, Abth. III, Jahrg. 1872.
34. Derselbe, Fortgesetzte Studien über die Endigungsweise des Geruchsnerven. Dritte Abhandlung. Sitzungsber. d. k. Ak. d. Wissensch. Math.-nat. Cl. Bd. 76, Abth. III, Jahrg. 1877. Wien 1878.
35. Fleischer, R., Beiträge zu der Entwickelungsgeschichte des Jacobson'schen Organs und zur Anatomie der Nase. Sitzungsber. d. physik.-med. Societät. Erlangen 1877.
36. Gaupp, E., Mittheilungen zur Anatomie des Frosches. IV. Ueber die angeblichen Nasenmuskeln des Frosches nebst Bemerkungen über die Hautmuskeln der Anuren überhaupt. Anat. Anz., Bd. 12, 1896.
37. Derselbe, Zur Lehre von dem Athmungsmechanismus beim Frosch. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth., Jahrg. 1896.
38. Goette, A., Siehe Integument Nr. 65.
39. Hinsberg, V., Die Entwickelung der Nasenhöhle bei Amphibien. I. u. II.: Anuren und Urodelen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 58, 1901.
40. Derselbe, Die Entwickelung der Nasenhöhle bei Amphibien. Theil III.: Gymnophionen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 60, 1902.
41. Hoffmann, C. K., Onderzoekingen over den anatom. bouw van de Membrana olfactoria en het peripher-uiteinde van den Nervus olfactorius. Dissert. inaug. Amsterdam 1866.
42. Derselbe, Classen und Ordnungen der Amphibien. (Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches.) Leipzig u. Heidelberg 1873 bis 1878.
43. Hoyer, H., De Tunicae mucosae narium structura. Dissert. inaug. ord. med. Berlin 1857.
44. Derselbe, Ueber die mikroskopischen Verhältnisse der Nasenschleimhaut verschiedener Thiere und des Menschen. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1860.

45. Kölliker, Ueber zweierlei Zellen in der Riechschleimhaut des Frosches. Verh. d. physik.-med. Ges. zu Würzburg, Bd. 9. (Sitzungsber. f. d. Gesellschaftsjahr 1858.)
46. Derselbe, Ueber die Jacobson'schen Organe des Menschen. Festschr. d. medicin. Fac. zu Würzburg f. Franz von Rinecker. Leipzig 1877.
47. Krause, W., Allgemeine und mikroskopische Anatomie. (C. F. Th. Krause's Handb. d. menschlichen Anat. III. Aufl., Bd. 1.) Hannover 1876.
48. Leydig, F., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
49. Marshall, A. M., Morphology of the vertebrate olfactory organ. Quart. Journ. of microscop. science, Vol. 19, 1879.
50. Martin, H. N., Notes on the structure of the olfactory mucous membrane. The Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 8, 1874.
51. Mihalkovics, V. v., Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Nase und ihrer Nebenhöhlen. Handb. d. Laryngologie und Rhinologie v. Paul Heymann. Bd. 3. Wien 1896.
52. Derselbe, Bau und Entwickelung der pneumatischen Gesichtshöhlen. Verh. d. anat. Ges. a. d. 10. Vers. zu Berlin 1896. (Discuss. Klaatsch, Graf Spee.)
53. Derselbe, Nasenhöhle und Jacobson'sches Organ. Eine morphol. Studie. Anat. Hefte, Bd. 11, 1899. (Heft I/II: 1898.)
54. Paschutin, V., Ueber den Bau der Schleimhaut der regio olfactoria des Frosches. Ber. ü. d. Verh. d. k. sächs. Ges. d. Wissensch. zu Leipzig. Math.-nat. Cl. Bd. 25. 1873.
55. Peter, C., Die Entwickelung des Geruchsorgans und Jacobson'schen Organs in der Reihe der Wirbelthiere. Bildung der äusseren Nase und des Gaumens. Handb. d. vergl. u. experiment. Entwickelungslehre d. Wirbelthiere, herausgeg. v. Osk. Hertwig. Bd. 2, 1902.
56. Ranvier, L., Technisches Lehrbuch der Histologie. Uebersetzt v. W. Nicati und H. von Wyss. Leipzig 1888.
57. Retzius, G., Kleinere Mittheilungen von dem Gebiete der Nervenhistologie. (III. Zur Kenntniss der Nervenendigungen in der Riechschleimhaut.) Biolog. Untersuch., N. F. Bd. 4, 1892.
58. Schiff, Der erste Hirnnerv ist der Geruchsnerv. Moleschott's Untersuch. zur Naturlehre. Jahrg. 1859, Bd. 6, 1860.
59. Schultze, M., Ueber die Endigungsweise der Geruchsnerven und die Epithelialgebilde der Nasenschleimhaut. Monatsber. d. k. preuss. Ak. d. Wissensch. Berlin 1856.
60. Derselbe, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut, namentlich die Structur und Endigungsweise der Geruchsnerven bei dem Menschen und den Wirbelthieren. Abh. d. naturf. Ges. z. Halle, Bd. 7, 1863.
61. Schwalbe, G., Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen 1887.
62. Seeberg, R., Disquisitiones microscopicae de textura membranae pituitariae nasi. Dissert. inaug. Dorpat. 1856.
63. Seydel, O., Ueber die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Amphibien. Eine vergleichend-anatom. Untersuchung. Morpholog. Jahrb., Bd. 23, 1895.
64. Derselbe, Ueber die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Land- und Sumpfschildkröten. Eine vergleichend-anat. Untersuchung. Festschrift zum 70. Geburtst. v. Carl Gegenbaur. Bd. 2, 1896.
65. Zenker, Batrachomyologia. Dissert. Jenae 1825.

Labyrinthorgan.

1. Ayers, H., Vertebrate Cephalogenesis. II. A contribution to the morphology of the Vertebrate ear, with a reconsideration of its functions. Journal of Morphology, Vol. 6, 1892.

2. Bertelli, D., Sur la membrane tympanique de la Rana esculenta. Arch. ital. d. biologie, T. 18, 1893. (Die Originalarbeit steht im Monitore zoologico ital. an. III, Nr. 10. 31. oct. 1892.)
3. Bethe, A., Ueber die Erhaltung des Gleichgewichts. Biolog. Centralbl., Bd. 14, 1894.
4. Derselbe, Ueber die Erhaltung des Gleichgewichts. Zweite Mittheilung. Biolog. Centralbl., Bd. 14, 1894.
5. Blasius, G., Anatome animalium. Amstelodami 1681. (S. 292 u. ff. druckt B. einen Brief von Caspar Bartholinus fil. an Jacobaeus ab, in dem die Kalksäckchen des Frosches erwähnt werden.)
6. Bloch, J., Ueber die Functionen der halbkreisförmigen Canäle des Ohrlabyrinths. Dissert. St. Petersburg 1873. (Russisch.)
7. Böttcher, A., Kritische Bemerkungen und neue Beiträge zur Literatur des Gehörlabyrinths. Dorpater med. Zeitschr., Bd. III, 1872.
8. Derselbe, Ueber die Durchschneidung der Bogengänge des Gehörlabyrinths und die sich daran knüpfenden Hypothesen. Arch. f. Ohrenheilkunde, Bd. 9, 1875.
9. Breuer, J., Ueber die Bogengänge des Labyrinths. Anzeiger d. k. k. Ges. d. Aerzte. Wien 1873.
10. Derselbe, Ueber die Function der Bogengänge des Ohrlabyrinths. Medicin. Jahrb., herausgeg. v. d. k. k. Ges. d. Aerzte, Jahrg. 1874. Wien.
11. Derselbe, Ueber die Function der Otolithenapparate. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 48, 1891.
12. Derselbe, Beiträge zur Lehre vom statischen Sinne (Gleichgewichtsorgan, Vestibularapparat des Ohrlabyrinths). Zweite Mittheilung. Medicin. Jahrb., herausgeg. v. d. k. k. Ges. d. Aerzte, Jahrg. 1875. Wien.
13. Brown-Séquard, Localisation prétendue de fonctions diverses dans les centres nerveux et surtout dans certaines parties des organes auditifs. Arch. d. physiol. norm. et path. V. sér., T. 4. 24e année 1892.
14. Crum Brown, A., Preliminary note on the sense of rotation and the function of the semicircular canals of the internal ear. Proc. Roy. Soc. of Edinburgh, Vol 8, 1874.
15. Derselbe, On the sense of rotation and the anatomy and physiology of the semicircular canals of the internal ear. The Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 8 (Sec. Ser., Vol. 7), 1874.
16. Cyon, E., Ueber die Function der halbzirkelförmigen Canäle. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 8, 1874.
17. Derselbe, Les rapports physiologiques entre le nerf acoustique et l'appareil moteur de l'oeil. Comptes rend. hebdom. d. scéances de l'Acad. de sci., T. 82, 1876.
18. Derselbe, Les organes périphériques du sens de l'espace. Comptes rend. hebdom. d. scéance de l'Acad. d. sci., T. 85, 1877.
19. Derselbe, Recherches sur les fonctions des canaux semicirculaires. Biblioth. de l'école des hautes études; section d. sc. nat., T. 18, 1878. Zugleich erschienen als Thèse pour le Doctorat en médecine. Paris.
20. Derselbe, Bogengänge und Raumsinn. Experimentelle und kritische Untersuchung. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abth., Jahrg. 1897.
21. Deiters, O., Ueber das innere Gehörorgan der Amphibien. Erste Abhandlung. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1862.
22. Eberth, C. J., Zur Kenntniss der Verbreitung glatter Muskeln. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 12, H. 3, 1862. (Jahreszahl d. Bandes: 1863.)
23. Ebner, V. v., Siehe Geruchsorgan, Nr. 26
24. Ewald, R., Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden 1892.

25. Derselbe, Ueber die Wirkung des Labyrinth-Tonus auf die Zugcurve des Muskels. Sitzung d. naturwiss.-med. Vereins in Strassburg, 10. Oct. 1893. Deutsche med. Wochenschr., 20. Jahrg., 1894.
26. Derselbe, Zur Physiologie des Labyrinths. IV. Mittheilung. Die Beziehungen des Grosshirns zum Tonuslabyrinth. Theilweise nach Versuchen von Ida H. Hyde. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 16, 1895.
27. Gaupp, E., Beiträge zur Morphologie des Schädels. I. Primordial-Cranium und Kieferbogen von Rana fusca. Morph. Arb., herausgeg. v. G. Schwalbe, Bd. II, 1893.
28. Derselbe, Ontogenese und Phylogenese des schallleitenden Apparates bei den Wirbelthieren. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 8, 1898. 1899.
29. Girard, H., Recherches sur la fonction des canaux semi-circulaires de l'oreille interne chez la grenouille. Arch. d. physiol. norm. et pathol., Ve. série, T. 4, 24ème année. 1892.
30. Goltz, Fr., Ueber die physiologische Bedeutung der Bogengänge des Ohrlabyrinths. Arch. f. d. ges. Physiol., Jahrg. 1870.
31. Harrison, H. Sp., On the perilymphatic spaces of the Amphibian Ear. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 19, 1902.
32. Hasse, C., Der Bogenapparat der Vögel. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 17, H. 4, 1867.
33. Derselbe, Die Histologie des Bogenapparates und des Steinsacks der Frösche. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 18, H. 1, 1867. (Jahreszahl d. 18. Bandes: 1868.)
34. Derselbe, Das Gehörorgan der Frösche. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog., Bd. 18, 1868.
35. Derselbe, Die Cupula terminalis der Cyprinoiden. Anat. Studien, Bd. 1, H. 1, 1870.
36. Derselbe, Das knöcherne Labyrinth der Frösche. Anat. Studien, Bd. I, H. 2 (Nr. IX), 1871.
37. Derselbe, Die Lymphbahnen des inneren Ohres der Wirbelthiere. Anat. Studien, Bd. I, H. 4, 1873, Nr. XIX.
38. Derselbe, Die vergleichende Morphologie und Histologie des häutigen Gehörorgans der Wirbelthiere nebst Bemerkungen zur vergleichenden Physiologie. Supplement zu den anatomischen Studien, Bd. 1. Leipzig 1873.
39. Derselbe, Gustav Retzius, Das Gehörorgan der Wirbelthiere. Besprechung. Arch. f. Ohrenheilk., Bd. 21, 1884.
40. Hensen, V., Bemerkungen gegen die Cupula terminalis (Lang). Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth., Jahrg. 1878.
41. Derselbe, Physiologie des Gehörs. Hermann's Handb. d. Physiol., Bd. 3, Thl. 2, 1880.
42. Derselbe, Nachtrag zu meinen Bemerkungen gegen die Cupula terminalis (Lang). Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth., Jahrg. 1881.
43. Derselbe, Vortrag gegen den sechsten Sinn, gehalten im physiologischen Verein zu Kiel am 12. Juni 1893. Arch. f. Ohrenheilk., Bd. 35, 1893.
44. Huschke, Ueber die Kalkkrystalle im Ohre und anderen Theilen des Frosches. Oken's Isis, Jahrg. 1833.
45. Krause, R., Die Entwickelung des Aquaeductus vestibuli s. Ductus endolymphaticus. Anat. Anz., Bd. 19, 1901.
46. Derselbe, Entwickelungsgeschichte des Gehörorgans. Hertwig's Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbelthiere, Bd. II, Abth. 2, 1902.
47. Kuhn, Ueber das häutige Labyrinth der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 17, 1880.

48. Lang, A., Ob die Wasserthiere hören? Zwei akademische Vorträge. Mittheil. d. naturw. Ges. Winterthur, Heft 4, 1903.
49. Lang, G., Das Gehörorgan der Cyprinoiden mit besonderer Berücksichtigung der Nervenendapparate. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 13, 1863.
50. Leydig, F., Siehe Integument, Nr. 109.
51. Mach, E., Physikalische Versuche über den Gleichgewichtssinn des Menschen. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Math.-naturw. Cl. Bd. 68, Abth. III, Jahrg. 1873. Wien 1874.
52. Derselbe, Versuche über den Gleichgewichtssinn. (Zweite Mitth.) Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Math.-naturw. Cl. Bd. 69, Abth. II, Jahrg. 1874. Wien 1874.
53. Derselbe, Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Leipzig 1875.
54. Moldenhauer, W., Vergleichende Histologie des Trommelfelles. Arch. f. Ohrenheilk., Bd. 13, 1878.
55. O'Neil, H., Hirn- und Rückenmarkshüllen bei Amphibien. Morph. Arb. v. Schwalbe, Bd. 8, H. 1, 1898.
56. Niemack, J., Maculae und cristae acusticae mit Ehrlich's Methylenblaumethode untersucht. Anat. Hefte, Bd. 2, H. V, 1892. (Jahreszahl d. Bandes: 1893.)
57. Panse, R., Zur vergleichenden Anatomie und Physiologie des Gleichgewichts- und Gehörorgans 1899. Klinische Vorträge aus dem Gebiete der Otologie u. Pharyngo-Rhinologie. Jena. Bd. 3, H. 6, 1899.
58. Poli, C., Zur Entwickelung der Gehörblase bei den Wirbelthieren. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 48, 1897.
59. Rauber, A., und Moldenhauer, W., Ist die Tubenpaukenhöhle Product des Vorderdarmes oder der Mundbucht? Arch. f. Ohrenheilk., Bd. 14, 1878.
60. Retzius, G., Om hörselnervens ändningssätt i maculae och cristae acusticae. Nordiskt medicinskt arkiv, Bd. 3, H. 3, 1871.
61. Derselbe, Zur Kenntniss des inneren Gehörorgans der Wirbelthiere. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth. 1880.
62. Derselbe, Das Gehörorgan der Wirbelthiere. I. Das Gehörorgan der Fische und Amphibien. Stockholm 1881.
63. Derselbe, Das Gehörorgan der Wirbelthiere. II. Das Gehörorgan der Reptilien, der Vögel und der Säugethiere. Stockholm 1884.
64. Schaefer, K., Zur Entwickelungsgeschichte der Bogengänge. Naturw. Wochenschr., Bd. 9, 1894.
65. Derselbe, Function und Functionsentwickelung der Bogengänge. Zeitschr. f. Psychologie u. Physiol. d. Sinnesorgane, Bd. 7, 1894.
66. Schiff, M., Sur le rôle des rameaux non auditifs du nerf acoustique. Bibl. universelle. Arch. d. sc. physiques et nat. Troisième période. Tome 25. (Genève) 1891.
67. Schrader, M., Zur Physiologie des Froschgehirns. (Vorl. Mitth.) Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 41, 1887.
68. Schultze, M., Ueber die Endigungsweise des Hörnerven im Labyrinth. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1858.
69. Schulze, F. E., Zur Kenntniss der Endigungsweise des Hörnerven bei Fischen und Amphibien. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1862.
70. Spemann, H., Ueber die erste Entwickelung der Tuba Eustachii und des Kopfskeletts von Rana temporaria. Zoolog. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog. d. Thiere, Bd. 11, 1898.
71. Stein, St. v., Die Lehren von den Functionen der einzelnen Theile des Ohrlabyrinths. Aus dem Russischen übersetzt von C. von Krzywicki. Jena 1894.

72. Stern, L. W., Die Literatur über die nicht-akustische Function des inneren Ohres. Arch. f. Ohrenheilk., Bd. 39, 1895.
73. Sterzi, G., Die Rückenmarkshüllen der schwanzlosen Amphibien. Beitrag zur Phylogenese der Rückenmarkshüllen. Anat. Anz., Bd. 16, 1899.
74. Derselbe, Ricerche intorno alla anatomia comparata ed all' ontogenesi delle meningi. Considerazioni sulla filogenesi. Parte prima. Meningi midollari. Atti del Reale Istit. Veneto d. sc., lett. ed arti. Anno academico 1900—1901, T. 60, Part. seconda.
75. Tomaszewicz, A., Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinths. Inaug.-Diss. d. med. Facult. Zürich 1877.
76. Villy, F., The development of the ear and accessory organs in the common frog. Quart. Journ. of microsc. sc., Vol. 30, New Ser. 1890.
77. Weber, E., Ueber den Zweck der Fenestra rotunda und die Vorrichtung der Schnecke im Gehörorgane des Menschen und der Säugethiere. Amtl. Bericht über d. 19. Vers. deutsch. Naturf. u. Aerzte zu Braunschweig im Sept. 1841. 1842.
78. Windischmann, C. J., De penitiori auris in Amphibiis structura. Dissert. inaug. anatomica ord. medic. Bonnae 1831.

Stirnorgan.

1. Ahlborn, Fr., Ueber die Bedeutung der Zirbeldrüse. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 40, 1884.
2. Béraneck, Ed., Sur le nerf pariétal et la morphologie du troisième oeil des Vertébrés. Anat. Anz., Bd. 7, 1892.
3. Derselbe, Contribution à l'embryogénie de la glande pinéale des Amphibiens. Revue suisse d. zoolog., T. 1, 1893.
4. Braem, F., Epiphysis und Hypophysis von Rana. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 63, 1898.
5. Ciaccio, Intorno alla minuta fabbrica della pelle della Rana esculenta. 1867.
6. Gaupp, E., Zirbel, Parietalorgan und Paraphysis. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 7: 1897. 1898.
7. Goette, A., Die Entwickelungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus). Leipzig 1875.
8. de Graaf, H. W., Zur Anatomie und Entwickelung der Epiphyse bei Amphibien und Reptilien. Zool. Anz., Jahrg. 9, 1886.
9. Derselbe, Bijdrage tot de Kennis van den bouw en de ontwikkeling der Epiphyse bij Amphibiën en Reptiliën. Leiden 1886.
10. Gravenhorst, Reptilia musei zoologici Vratislaviensis. 1829.
11. Lessona, M., Sulla ghiandola frontale degli Anfibi anuri. Atti della Reale Academia d. sc. di Torino, Vol. 15, 1880.
12. Leydig, Fr., Ueber Organe eines sechsten Sinnes. Nova Acta Acad. Caes. Leopoldino-Carolinae German. Natur. Curios, Bd. 34, 1868.
13. Derselbe, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. 1872.
14. Derselbe, Das Parietalorgan der Wirbelthiere. Zool. Anz., Jahrg. 10, 1887.
15. Derselbe, Das Parietalorgan der Reptilien und Amphibien kein Sinnesorgan. Biolog. Centralbl., Bd. 8, 1889.
16. Derselbe, Das Parietalorgan der Amphibien und Reptilien. Anatomisch-histologische Untersuchung. Abhandlung. d. Senckenbergischen naturf. Ges., Bd. 16, 1890.
17. Ostroumoff, Zur Frage über das dritte Auge der Wirbelthiere. Beilage zu den Protokollen der Naturf.-Ges. an d. k. Univ. zu Kasan. 1887.

18. Owsjannikow, Ph., Ueber das dritte Auge bei Petromyzon fluviatilis nebst einigen Bemerkungen über dasselbe Organ bei anderen Thieren. Mémoires de l'Acad. impér. d. sc. d. St. Pétersbourg, VII. Sér., Tome 36, 1888.
19. Peytoureau, A., La glande pinéale et le troisième oeil des Vertébrés. Paris 1887.
20. Rabl-Rückhard, H., Zur Deutung und Entwickelung des Gehirns der Knochenfische. Arch. f. Anat. und Physiol., Anat. Abth., Jahrg. 1882.
21. Derselbe, Das Grosshirn der Knochenfische und seine Anhangsgebilde. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth., Jahrg. 1883.
22. Derselbe, Das Gehirn der Knochenfische. Vortrag, geh. in d. Ges. f. Heilk. zu Berlin 1884. Abgedruckt in: Deutsche med. Wochenschr., Nr. 33 ff. und: Biolog. Centralbl., Bd. 4.
23. Derselbe, Zur Deutung der Zirbeldrüse (Epiphysis). Zoolog. Anz., Jahrg. 9, 1886.
24. Spencer, H. B., The parietal eye of Hatteria. Nature, May 13., 1886.
25. Derselbe, Preliminary communication of the structure and presence in Sphenodon and other Lizards of the median eye, described by von Graaf in Anguis fragilis. (Communicated by Prof. H. N. Moseley.) Proc. of the R. Society 1886.
26. Derselbe, On the presence and structure of the Pineal eye in Lacertilia. Quart. Journ. of microsc. sc., Vol. 27, N. S., 1886.
27. Stieda, L., Ueber den Bau der Haut des Frosches (Rana temporaria L.). Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1865.
28. Strahl, Das Leydig'sche Organ bei Eidechsen. Sitzungsber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturwissensch. zu Marburg. 1884.

Sehorgan.

Allgemeines. Zusammenfassendes.

1. Bergmann, C., und Leuckart, R., Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreiches. Vergleich. Anat. u. Physiol. Neue Ausg. Stuttgart 1855.
2. Carrière, J., Die Sehorgane der Thiere, vergleichend anatomisch dargestellt. München u. Leipzig 1885.
3. Cuvier, G., Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Gesammelt von C. Duméril. 2. Thl. Uebers. u. mit Anmerkungen und Zusätzen vermehrt von J. F. Meckel. Leipzig 1809.
4. Derselbe, Leçons d'Anatomie comparée. Rec. et publ. par Duméril. Sec. édit., corr. et augm. Tome III, revu par T. G. Cuvier et Laurillard. Paris 1845.
5. Haller, A. v., Elementa physiologiae corporis humani. Tomus quintus. Sensus externi interni. Lausannae 1763. (Liber XVI. Visus.)
6. Derselbe, De oculis quadrupedum et avium. Opera minora. T. III, 1768. (Missus ad Academiam Gottingensem anno 1765.)
7. Hoffmann, C. K., Amphibien in Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Leipzig u. Heidelberg 1873 bis 1878.
8. Kallius, E., Sehorgan. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 7: 1897. Wiesbaden 1898.
9. Derselbe, Sehorgan. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 8: 1898. Wiesbaden 1899.
10. Derselbe, Sehorgan, Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 10: 1900. 1901.
11. Leuckart, R., Organologie des Auges. In: Handbuch der gesammten Augenheilkunde von Graefe u. Sämisch. 2. Bd., 2. Thl. Leipzig 1876.

12. Müller, J., Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes des Menschen und der Thiere nebst einem Versuch über die Bewegungen der Augen und über den menschlichen Blick. Leipzig 1826.
13. Müller, J., Handbuch der Physiologie des Menschen. Bd. 2, 1840.
14. Petit, Description anatomique des yeux de la grenouille et de la tortue. Mémoires de mathématique et de physique de l'Académie des sciences. 1737. (Amsterdam 1741.)
15. Ranvier, L., Technisches Lehrbuch der Histologie. Uebersetzt von Nicati, W., und von Wyss, H. Leipzig 1888.
16. Schreger, C. H. Th., Versuch einer vergleichenden Anatomie des Auges und des Thränenorgans des Menschen nach Alter, Geschlecht, Nation u. s. w., und der übrigen Thierclassen. Leipzig 1810.
17. Derselbe, Vergleichende Ansicht der Augen nach ihrer Grösse, Form, Farbe und Stellung durch alle Thierclassen. Abhandlungen der physikal.-medicinisch. Societät zu Erlangen, Bd. 1, 1810.
18. Schwalbe, G., Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen 1887.
19. Soemmerring, D. W., De oculorum hominis animaliumque sectione horizontali commentatio. Goettingae 1818.
20. Treviranus, G. R., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Sinneswerkzeuge des Menschen und der Thiere. 1. Heft. Beiträge zur Lehre von den Gesichtswerkzeugen und dem Sehen des Menschen und der Thiere. Bremen 1828.

Sehnerv.

1. Biesiadecki, A. v., Ueber das Chiasma nervorum opticorum des Menschen und der Thiere. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Math.-naturw. Cl. B. 42, Jahrg. 1860. Wien 1861.
2. Blaschko, A., Das Sehcentrum bei Fröschen. Inaug.-Diss., med. Facult. Berlin 1880.
3. Cajal, S. Ramón y, Die Structur des Chiasma opticum nebst einer allgemeinen Theorie der Kreuzung der Nervenbahnen. Aus dem Spanischen von J. Bresler. Mit einem Vorwort von P. Flechsig. Leipzig 1899.
4. Carus, C. G., Versuch einer Darstellung des Nervensystems und insbesondere des Gehirns nach ihrer Bedeutung, Entwickelung und Vollendung im thierischen Organismus. Leipzig 1814.
5. Colucci, C., Altérations dans la rétine de la grenouille par suite de la section du nerf optique. Contribution à l'histologie normale et pathologique de la rétine. Arch. Ital. de Biologie, T. 17, 1892.
6. Deyl, J., Zur vergleichenden Anatomie des Sehnerven. I. Theil. Bulletin international de l'Acad. d. sciences de l'empereur François Joseph I. Prag 1895.
7. Fritz, F., Ueber die Structur des Chiasma nervorum opticorum bei Amphibien. Dissert. Zürich 1899.
8. Derselbe, Ueber die Structur des Chiasma nervorum opticorum bei Amphibien. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. 33. (N. F. Bd. 26.) 1900.
9. Greeff, R., Die mikroskopische Anatomie des Sehnerven und der Netzhaut. Graefe-Saemisch, Handbuch der gesammten Augenheilkunde, herausgeg. von Th. Saemisch. 2. Aufl., Bd. 1, Cap. V, 1900.
10. Gudden, Ueber die Kreuzung der Fasern im Chiasma nervorum opticorum. Archiv f. Ophthalmologie, Bd. 20, Abth. II, 1874.
11. Hoffmann, F. W., Zur vergleichenden Anatomie der Lamina cribrosa nervi optici und einiger angrenzenden Verhältnisse. Arch. f. Ophthalmolog., Bd. 29, Abth. II. 1883.

12. Krenchel, W., Untersuchungen über die Folgen der Sehnervendurchschneidung beim Frosch. Graefe's Arch. f. Ophthalmol., Jahrg. 20, Abth. 1 oder Bd. 20, Abth. 1, 1874.
13. Michel, Ueber den Bau des Chiasma nervorum opticorum. Graefe's Arch. f. Ophthalmol., 19. Bd., Abth. II, 1873.
14. Scheel, L., Ueber das Chiasma nervorum opticorum bei den Wirbelthieren und beim Menschen. Inaug.-Dissert. d. med. Facult. Rostock 1874.
15. Studnicka, F. K., Untersuchungen über den Bau des Sehnerven der Wirbelthiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. 31. (N. F. Bd. 24.) H. 1, 1897. (Jahreszahl d. Bandes: 1898.)
16. Wendt, C. F., De nervorum opticorum chiasmate. Dissert. inaug. ord. med. Rostockii 1838.
17. Wlassak, R., Die optischen Leitungsbahnen des Frosches. Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abth., Jahrg. 1893, Suppl.-Bd.

Tunica fibrosa.

1. Arnold, J., Die Vorgänge bei der Regeneration epithelialer Gebilde. Experimentell bearbeitet. Virchow's Arch., Bd. 46, 1869.
2. Derselbe, Ueber die Kittsubstanz der Endothelien. Virchow's Arch., Bd. 66, 1876.
3. Derselbe, Granulabilder an der lebenden Hornhaut und Nickhaut. Anat. Anz., Bd. 18, 1900.
4. Arnstein, C., Siehe Sensible Nervenendigungen und Sinnesorgane der Mundschleimhaut, Nr. 2.
5. Ballowitz, E., Kernmetamorphosen in der Hornhaut während ihres Wachsthums und im Alter. Arch. f. Ophthalmolog., Bd. 50, Abth. 2, 1900.
6. Derselbe, Ueber das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Structur seiner grossen Zellsphären. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 56, 1900.
7. Ciaccio, J. V., On the nerves of the cornea and of their distribution in the corneal tissue of man and animals. Trans. microsc. soc. London, N. S. Vol. 11, 1863.
8. Cohnheim, J., Ueber die Endigung der sensiblen Nerven in der Hornhaut. Virchow's Arch., Bd. 38, 1867.
9. Durante, F., Sulla terminazione dei nervi nella cornea. F. Todaro, Richerche fatte nel laboratorio di Anatomia normale della R. Università di Roma nell' anno 1872. Roma 1873. (Referat von Boll in: Centralbl. f. d. med. Wissensch., Jahrg. 11, 1873.)
10. Eberth, C. J., Die centrale Keratitis. Untersuchungen a. d. pathologischen Institut in Zürich. Herausgeg. von C. J. Eberth. Heft 3, 1875.
11. Derselbe, Ueber Kern- und Zelltheilung. Virchow's Arch., Bd. 67, 1876.
12. Éloui, Recherches histologiques sur le tissu connectif de la cornée des animaux vertébrés. Paris 1881.
13. Engelmann, Th. W., Ueber die Hornhaut des Auges. Inaug.-Diss. med. Fac. Leipzig 1867.
14. Ewald, A., und Kühne, W., Die Verdauung als histologische Methode. Verhandl. d. naturhistor.-med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. 1, 1877.
15. Ewetsky, Th. v., Entzündungsversuche am Knorpel. Untersuchungen aus dem patholog. Institut in Zürich. Herausg. von C. J. Eberth. Heft 3, 1875.
16. Derselbe, Ueber das Endothel der Membrana Descemeti. Untersuchungen a. d. pathologischen Institut in Zürich. Herausg. von C. J. Eberth. Heft 3, 1875.

17. Fuchs, E., Ueber die traumatische Keratitis. Virchow's Arch. f. patholog. Anat., Bd. 66, 1876.
18. Helfreich, F., Ueber die Nerven der Conjunctiva und Sclera. Würzburg 1870.
19. His, W., Untersuchungen über den Bau der Hornhaut. Verhandl. d. physik.-med. Ges. in Würzburg. Bd. 4, 1854.
20. Derselbe, Beiträge zur normalen und pathologischen Histologie der Cornea. Inaug.-Diss. med. Facult. Basel, 1856.
21. Derselbe, Ueber die Einwirkung des salpetersauren Silberoxydes auf die Hornhaut. Schweizerische Zeitschr. f. Heilk., Bd. 2, 1863.
22. Hoffmann, F. A., Ueber Contractilitätsvorgänge im vorderen Epithelium der Froschhornhaut. Inaug.-Abhandl. d. med. Facult. Berlin 1868.
23. Hoyer, H., Ueber den Austritt von Nervenfasern in das Epithel der Hornhaut. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1866.
24. Derselbe, Ueber die Nerven der Hornhaut. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 9, 1873.
25. Ihlder, Eine die Existenz von Safträumen in der Hornhaut des lebenden Frosches beweisende Beobachtung. Centralbl. f. d. med. Wissensch., Jahrg. 14, 1876.
26. Klebs, Das Epithel der hinteren Hornhautfläche. Centralbl. f. d. med. Wissensch., Jahrg. 2, 1864.
27. Kölliker, B., Ueber einige anatomisch-physiologische Gegenstände. (2. Ueber die Nerven der Hornhaut des Menschen und der Wirbelthiere.) (Vorgelegt den 7. Februar 1847.) Mittheil. d. Naturf.-Ges. in Zürich, Bd. 1, 1849.
28. Derselbe, Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen, Bd. 2, 2. Hälfte, 2. Abth., 1854.
29. Derselbe, Ueber die Nervenendigungen in der Hornhaut. Würzb. naturw. Zeitschr., Bd. 6, 1866/67.
30. Derselbe, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 5. Aufl. Leipzig 1867.
31. Königstein, L., Das Verhältniss der Nerven zu den Hornhautkörperchen. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Math.-nat. Cl. Bd. 71, Abth. 3, 1875.
32. Kühne, W., Note sur nouvel ordre de nerfs moteurs. Compt. rend. hebd. des séances de l'Acad. des sciences. Paris. T. 54. 1862.
33. Derselbe, Note sur un nouvel ordre de nerfs moteurs. Gaz. hebd. de méd. et de chirurgie, T. 9, 1862.
34. Derselbe, Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität. Leipzig 1864.
35. Langerhans, P., Ueber mehrschichtige Epithelien. Virchow's Arch. f. pathol. Anat., Bd. 58, 1873.
36. Lavdowsky, M., Das Saugadersystem und die Nerven der Cornea. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 8, 1872.
37. Lightbody, W. H., Observations on the comparative microscopic anatomy of the cornea of Vertebrates. The Journ. of Anat. a. Physiol., Vol. 1, 1867.
38. Lipmann, H., Ueber die Endigung der Nerven im eigentlichen Gewebe und im hinteren Epithel der Hornhaut des Frosches. Virchow's Archiv, Bd. 48, 1869.
39. Mayer, S., Beiträge zur Histologie und Physiologie des Epithels. Lotos, N. F. Bd. 12. Prag 1892.
40. Merkel, F., Siehe Sensible Nervenendigungen und Sinnesorgane der Haut. Nr. 29.
41. Ranvier, L., Morphologie du système lymphatique. De l'origine des lymphatiques dans la peau de la Grenouille. Compt. rend. hebd. des séances de l'Acad. d. sciences, Tome 120, 1895.

42. Recklingshausen, F. v., Die Lymphgefässe und ihre Beziehung zum Bindegewebe. Berlin 1862.
43. Derselbe, Ueber Eiter- und Bindegewebskörperchen. Virchow's Arch., Bd. 28, 1863.
44. Derselbe, Das Lymphgefässsystem. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben, Bd. 1, 1871.
45. Derselbe, Ueber die Saftcanälchen der Hornhaut. Verhandl. d. anat. Ges. a. d. 2. Vers. zu Würzburg 1888. Anat. Anz., Bd. 3, 1888.
46. Rollet, A., Ueber das Gefüge der Substantia propria corneae. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Math.-nat. Cl., Bd. 33, Jahrg. 1858. Wien 1859.
47. Derselbe, Ueber die Contractilität der Hornhautkörperchen und die Hornhauthöhlen. Centralbl. f. d. med. Wissensch., 9. Jahrg., 1871.
48. Derselbe, Ueber die Hornhaut. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben, Bd. 2, 1872.
49. Sämisch, Th., Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie des Auges. Leipzig 1862.
50. Sattler, E. E., Die Verwendung des Lapisstiftes zur Untersuchung der Epithelien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 21, 1882.
51. Schottländer, J., Ueber Kern- und Zelltheilungsvorgänge in dem Endothel der entzündeten Hornhaut. Experimentelle Untersuchungen aus dem pathologischen Institut zu Heidelberg. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 31, 1888.
52. Schweigger-Seidel, F., Ueber die Grundsubstanz und die Zellen der Hornhaut des Auges. (Vorgelegt von C. Ludwig.) Bericht über die Verhandl. d. k. sächsischen Ges. d. Wissensch. Leipzig. Mathem.-physische Cl. Bd. 21, 1869.
53. Swaen, A., Des éléments cellulaires et des canaux plasmatiques dans la cornée de la grenouille. Bulletins de l'Acad. royale d. sciences, d. lettres et des beaux-arts de Belgique. 45ième année. 2e série, T. 42, 1876. (Sur les éléments cellulaires de la cornée des grenouilles, par M. A. Swaen. Rapport de M. Ch. van Bambeke. Ibidem.)
54. Thanhoffer, L. v., Beiträge zur Physiologie und Histologie der Hornhaut des Auges. Virchow's Arch., Bd. 63, 1875.
55. Virchow, Ueber die Identität von Knochen-, Knorpel- und Bindegewebskörperchen, sowie über Schleimgewebe. Verhandl. d. physikal.-med. Ges. in Würzburg, Bd. II, 1852.
56. Derselbe, Weitere Beiträge zur Structur der Gewebe der Bindesubstanz. Verhandl. d. physikal.-med. Ges. in Würzburg, Bd. 2, 1852.
57. Waldeyer, W., Mikroskopische Anatomie der Cornea, Sclera, Lider und Conjunctiva. Graefe und Saemisch, Handbuch der gesammten Augenheilkunde, Bd. I, Thl. I, 1874.
58. Wolff, W., Die Nerven der Cornea. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 20, 1882.

Tunica vasculosa.

1. Altmann, R., Ueber Corrosion in der Histologie. Vorl. Mitth. Centralbl. f. d. med. Wissensch., 16. Jahrg., 1878.
2. Derselbe, Ueber die Verwerthbarkeit der Corrosion in der mikroskopischen Anatomie. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 16, 1879.
3. Angelucci, A., Ueber den Bau und die Entwickelung des vorderen Uvealtractus der Vertebraten. Vorl. Mitth. Centralbl. f. d. med. Wissensch., 17. Jahrg., 1879.
4. Derselbe, Ueber Entwickelung und Bau des vorderen Uvealtractus der Vertebraten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 19, 1881. (Deutsche Bearbeitung der

in den Memorie della Reale Accademia dei Lincei, Vol. VII, Anno 1879/80 [seduta del 2. maggio 1880] erschienenen Abhandlung.)

5. Faber, C., Der Bau der Iris des Menschen und der Wirbelthiere. Gekrönte Preisschrift. Leipzig 1876.
6. Frisch, A., Gestalten des Chorioidalpigmentes. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Mathem.-nat. Cl. Bd. 58, Abth. II, Jahrg. 1868. (Wien 1868.)
7. Gruenhagen, A., Ueber das Vorkommen eines Dilatator pupillae in der Iris des Menschen und der Säugethiere. Zeitschr. f. rationelle Med. (Henle u. Pfeuffer), 3. Reihe, Bd. 28, 1866.
8. Derselbe, Zur Frage über die Irismuskulatur. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 9, 1873.
9. Derselbe, Ueber die Muskulatur und die Bruch'sche Membran der Iris. Anat. Anz., Jahrg. 3, 1888.
10. Derselbe, Ueber den Sphincter pupillae des Frosches. Arch. f. d. gesammte Physiol., Bd. 53, 1893.
11. Guth, E., Untersuchungen über die directe motorische Wirkung des Lichtes auf den Sphincter pupillae des Aal- und Froschauges. Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 85, 1901.
12. Guttmann, S., Zur Innervation der Iris. Centralbl. f. d. med. Wissensch., Jahrg. 2, 1864.
13. Gysi, E., Beiträge zur Physiologie der Iris. Inaug.-Diss., med. Facult., Bern 1879.
14. Heerfordt, C. F., Studien über den Musc. dilatator pupillae sammt Angabe von gemeinschaftlichen Kennzeichen einiger Fälle epithelialer Muskulatur. Anatomische Hefte, Bd. 14, 1900.
15. Heisrath, F., Ueber den Zusammenhang der vorderen Augenkammer mit den vorderen Ciliarvenen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 15, 1878.
16. Herzog, H., Ueber die Entwickelung der Binnenmuskulatur des Auges. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 60, 1902.
17. Iwanoff, A., Tunica vasculosa. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben, Bd. 2, 1872.
18. Iwanoff, A., und Arnold, J., Mikroskopische Anatomie des Uvealtractus und der Linse. (Uvealtractus: Iwanoff. Linse: J. Arnold.) Graefe und Saemisch, Handbuch der gesammten Augenheilkunde, Bd. I, Abth. 1, 1874.
19. Iwanoff, A., und Rollet, A., Bemerkungen zur Anatomie der Irisanheftung und des annulus ciliaris. Arch. f. Ophthalmologie, Bd. 15, Abth. 1, 1869.
20. Koganei, J., Untersuchungen über den Bau der Iris des Menschen und der Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 25, 1885.
21. Lauber, H., Beiträge zur Anatomie des vorderen Augenabschnittes der Wirbelthiere. Anat. Hefte, Bd. 18, H. 2, 1901.
22. Leydig, F., Siehe Integument, Nr. 122.
23. Magnus, R., Beiträge zur Pupillarreaction des Aal- und Froschauges. Zeitschr. f. Biolog., Bd. 38 (N. F. 20), 1899.
24. Münden, M., Ein Beitrag zur Granulafrage. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abth., Jahrg. 1896.
25. Schipiloff, K., Ueber den Einfluss der Nerven auf die Erweiterung der Pupille bei Fröschen. Akademische Preisschrift. Bericht von M. Schiff. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 38, 1886.
26. Schur, S., Ueber den Einfluss des Lichtes, der Wärme und einiger anderer Agentien auf die Weite der Pupille. Zeitschr. f. rationelle Med., 3. Reihe, Bd. 31, 1868.
27. Steinach, E., Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Iris. Erste Mitth. Ueber Irisbewegung bei den Wirbelthieren und über die Beziehung

der Pupillarreaction zur Sehnervenkreuzung im Chiasma. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 47, 1890.
28. Derselbe, Demonstration pigmentirter glatter Muskelfasern. Verhandl. d. anat. Ges. a. d. 5. Vers. in München 1891. (Ergänzungsheft z. 6. Jahrg. d. Anat. Anz. 1891.)
29. Derselbe, Zur Physiologie und Anatomie des Sphincter pupillae der Amphibien, Fische und einiger Wirbellosen. Lotos, Jahrb. f. Naturwissensch., N. F. Bd. 12. (Der ganzen Reihe Bd. 40.) 1892.
30. Derselbe, Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Iris. Zweite Mitth. Ueber die directe motorische Wirkung des Lichtes auf den Sphincter pupillae bei Amphibien und Fischen und über die denselben aufbauenden pigmentirten glatten Muskelfasern. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 52, 1892.
31. Virchow, H., Ueber die Gefässe im Auge und in der Umgebung des Auges beim Frosche. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 37, Heft 2, 1881.
32. Derselbe, Ueber den ciliaren Muskel des Frosches. Verhandl. d. physiol. Ges., Berlin, Jahrg. 1884/85. In: Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abth., Jahrg. 1885.
33. Derselbe, Ueber die verschiedenen Formen des Ligamentum pectinatum iridis. Verhandl. d. physiol. Ges., Berlin, Jahrg. 1884/85. In: Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abth., Jahrg. 1885.
34. Wittich, v., Siehe Integument, Nr. 205.
35. Derselbe, Siehe Integument, Nr. 207.

Retina.

1. Angelucci, A., Histiologische Untersuchungen über das retinale Pigmentepithel der Wirbelthiere. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abth., Jahrg. 1878.
2. Derselbe, Untersuchungen über die Sehthätigkeit der Netzhaut und des Gehirns. Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Thiere (herausgeg. von Moleschott), Bd. 14, 1892.
3. Bernard, H. M., Studies in the Retina: Rods and Cones in the Frog and in some other Amphibia. Quart. Journ. of microsc. sc., N. S. Vol. 43, Pt. 1, 1900.
4. Derselbe, Studies in the Retina: Rods and Cones in the Frog and in some other Amphibia, Pt. II. The Quart. Journ. of microsc. science, N. S. Vol. 44, Pt. 3, 1901.
5. Derselbe, Studies in the Retina. Parts III, IV. and V, with Summary. The Quart. Journ. of microsc. sc., N. S. Vol. 46, 1902.
6. Boll, F., Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Monatsber d. k. preuss. Akad. d. Wissensch. in Berlin. Aus dem Jahre 1876. Berlin 1877.
7. Derselbe, Zur Physiologie des Sehens und der Farbenempfindung. Monatsber. d. k. preuss. Akad. d. Wissensch. in Berlin, Jahrg. 1877. Berlin 1878.
8. Derselbe, Zusätze zu der Mittheilung vom 11. Januar. Monatsber. d. k. preuss. Akad. d. Wissensch. in Berlin. Aus dem Jahre 1877. Berlin 1878.
9. Derselbe, Zur Anatomie und Physiologie der Retina. (Aus d. Laboratorium für vergleichende Anatomie und Physiologie zu Rom. Achte Mittheilung.) Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abth., Jahrg. 1877.
10. Braun, G., Eine Notiz zur Anatomie und Bedeutung der Stäbchenschicht der Netzhaut. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Math.-naturw. Cl. Bd. 42, Jahrg. 1860. Wien 1861.
11. Brücke, E., Ueber die physiologische Bedeutung der stabförmigen Körper und der Zwillingszapfen in den Augen der Wirbelthiere. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1844.

12. Cajal, S. R. y., La retina de los batracios y reptiles. Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso. (Trabajos del Labor. histol. de la facultad de medicina de Barcelona.) Barcelona 1891.
13. Derselbe, La retina de los Teleósteos y algunas observaciones sobre la de los vertebrados superiores. Trabajo leido ante la soc. Espan. de Historia natural en la sesión de 1⁰ de Junio de 1892. Madrid 1892.
14. Derselbe, La rétine des vertébrés. La Cellule, Tome 9, 1893. (Jahreszahl der Arbeit: 1892.) Siehe auch Greeff.
15. Capranica, St., Physiologisch-chemische Untersuchungen über die farbigen Substanzen der Retina. Erste Abhandlung. (Aus dem Laboratorium für vergleichende Anatomie und Physiologie in Rom. Zehnte Mitheilung.) Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abth., Jahrg. 1877.
16. Chievitz, J. H., Untersuchungen über die Area centralis retinae. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth., Jahrg. 1889. Suppl.-Band.
17. Derselbe, Ueber das Vorkommen der Area centralis retinae in den vier höheren Wirbelthierclassen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth., Jahrg. 1891.
18. Colucci, C., Siehe Sehnerv, Nr. 5.
19. Czerny, V., Ueber Blendung der Netzhaut durch Sonnenlicht. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Math.-nat. Cl. Bd. 56, Abth. II, Jahrg. 1867.
20. Dobrowolsky, W., Die Doppelzapfen. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1871.
21. Dogiel, A., Ueber das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina der Ganoiden, Reptilien, Vögel und Säugethiere. Anat. Anz., Jahrg. 3, 1888.
22. Derselbe, Ueber die nervösen Elemente in der Netzhaut der Amphibien und Vögel. Anat. Anz., Jahrg. 3, 1888.
23. Embden, G., Primitivfibrillenverlauf in der Netzhaut. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 57, 1901.
24. Engelmann, Th. W., Ueber Bewegungen der Zapfen und Pigmentzellen der Netzhaut unter dem Einfluss des Lichtes und des Nervensystems. Comptes rendus der achten Sitzung des internation. med. Congresses. Kopenhagen 1884.
25. Derselbe, Ueber Bewegungen der Zapfen und Pigmentzellen der Netzhaut unter dem Einfluss des Lichtes und des Nervensystems. (Auszug aus einem in der gemeinschaftlichen Sitzung der anatomischen und physiologischen Section des 8. internationalen Congresses der medicinischen Wissenschaften am 14. August 1884 zu Kopenhagen gehaltenen Vortrage.) Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 35, 1885.
26. Ewald, A., und Kühne, W., Ueber künstliche Bildung des Sehpurpurs. Centralbl. f. d. med. Wissensch., Jahrg. 15, 1877.
27. Dieselben, Untersuchungen über den Sehpurpur. Untersuchungen aus dem physiologischen Institute der Universität Heidelberg, Bd. 1, 1878.
28. Ewart, J. C., and Thin, G., On the structure of the retina. The Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 11, Pt. 1, 1876. (Jahreszahl des Bandes 1877.)
29. Fick, A. E., Ueber die Ursachen der Pigmentwanderung in der Netzhaut. Vierteljahrsschr. d. Naturf.-Ges. in Zürich, Jahrg. 35, 1890.
30. Derselbe, Untersuchungen über die Pigmentwanderung in der Netzhaut des Frosches. Arch. f. Ophthalm., Bd. 37, Abth. 2, 1891.
31. Fromaget, V. C., Contribution à l'étude de l'histologie de la rétine. Thèse. Bordeaux 1892.
32. Genderen Stort, A. G. H. van, Ueber Form- und Ortsveränderungen der Netzhautelemente unter Einfluss von Licht und Dunkel. Arch. f. Ophthalm., Bd. 33, Abth. III, 1887.
33. Gradenigo, G., Eine neue Theorie über den Sehact. Allgem. Wiener med. Zeitung, 30. Jahrg., 1885.

34. Derselbe, Ueber den Einfluss des Lichtes und der Wärme auf die Retina des Frosches. Allgem. Wien. med. Ztg., 30. Jahrg., 1885.
35. Derselbe, Ueber den Einfluss des Lichtes und der Wärme auf die Retina des Frosches. Mitth. a. d. embryol. Inst. d. k. k. Univ. zu Wien, N. F. Heft 2, 1887.
36. Greeff, R., Die Retina der Wirbelthiere. Nach Arbeiten von S. Ramón y Cajal. Wiesbaden 1894.
37. Derselbe, Die mikroskopische Anatomie des Sehnerven und der Netzhaut. Graefe-Sämisch, Handb. d. ges. Augenheilkunde, herausgeg. von Th. Saemisch, 2. Aufl., Bd. 1, Cap. 5, 1900.
38. Grützner, Mikroskopische Querschnitte durch die Netzhaut zweier Frösche. Jahreshefte des Vereins f. vaterländische Naturkunde in Württemberg, Jahrg. 51, 1895.
39. Hannover, A., Ueber die Netzhaut und ihre Gehirnsubstanz bei Wirbelthieren, mit Ausnahme des Menschen. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1840.
40. Derselbe, Recherches microscopiques sur le système nerveaux. Copenhague, Paris et Leipzig, 1844.
41. Derselbe, Das Auge. Beiträge zur Anatomie, Physiologie und Pathologie dieses Organs. Leipzig 1852.
42. Derselbe, Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Erwiderung auf eine Mittheilung des Herrn Prof. A. Kölliker. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 5, H. 1, 1853. (Jahresz. d. Bd.: 1854.)
43. Derselbe, La rétine de l'homme et des vertébrés. Mémoire histologique, historico-critique et physiologique. Copenhague 1876.
44. Heinemann, C., Beiträge zur Anatomie der Retina. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 14, 1877.
45. Hensen, V., Ueber das Sehen in der Fovea centralis. Virchow's Arch. f. patholog. Anat., Bd. 39, 1867.
46. Derselbe, Bemerkungen zu W. Krause, die Membrana fenestrata der Retina. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 4, 1868.
47. Hoffmann, C. K., Zur Anatomie der Retina. I. Ueber den Bau der Retina bei Amphibien und Reptilien. Niederländ. Arch. f. Zoolog., Bd. III, H. 1, 1876. (Jahresz. d. Bd.: 1876/77. Siehe auch „Amphibien“ in Bronn's Classen und Ordnungen 1873 bis 1878.)
48. Hornbostel, F. v., Die Untersuchungen von Hornbostel sind mitgetheilt in der Arbeit von Ewald und Kühne über den Sehpurpur. (Untersuchungen aus dem physiol. Institute der Univ. Heidelberg, Bd. 1, 1878.)
49. Hulke, J. W., On the retina of Amphibia and Reptiles. The Journ. of Anat. and Physiol., Vol. I, 1867.
50. Hyrtl, Ueber anangische (gefässlose) Netzhäute. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Math.-naturw. Cl. Bd. 43, Abth. 1, Jahrg. 1861. Wien 1861.
51. Kallius, E., Sehorgan. Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 7, 1897. 1898.
52. Kölliker, A. und Müller, H., Netzhaut. Taf. 19 von: Ecker, A., Icones physiologicae. Leipzig 1851 bis 1859.
53. Köttgen, E., und Abelsdorff, G., Die Arten des Sehpurpurs in der Wirbelthierreihe. Sitzungsber. d. k. preuss. Akad. d. Wissensch., Berlin 1895.
54. Krause, W., Ueber den Bau der Retinastäbchen beim Menschen. Zeitschr. f. rationelle Med., 3. Reihe, Bd. 11, 1861.
55. Derselbe, Die Membrana fenestrata der Retina. Nachrichten von der k. Ges. d. Wissensch. u. d. Georg-Augusts-Univers. aus d. Jahre 1868. Göttingen 1868.

56. Derselbe, Die Nerven der Arteria centralis retinae, sowie über eine Fovea centralis beim Frosch. Arch. f. Ophthalmol., Bd. 21, Abth. I, 1875.
57. Derselbe, Die Nervenendigung in der Retina. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 12, 1876.
58. Derselbe, Die Retina. II u. III. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 9, 1892.
59. Kühne, W., Ueber den Sehpurpur. Centralbl. f. d. med. Wissensch., Jahrg. 15, 1877.
60. Derselbe, Ueber das Vorkommen des Sehpurpurs. Centralbl. f. d. med. Wissensch., Jahrg. 15, 1877.
61. Derselbe, Zur Photochemie der Netzhaut. Verhandl. d. naturhistorisch-med. Vereins zu Heidelberg, N. F. Bd. 1, 1877.
62. Derselbe, Zur Photochemie der Netzhaut. Zweiter Abdruck. Untersuch. aus dem physiol. Institute der Univ. Heidelberg, Bd. 1, 1878.
63. Derselbe, Ueber den Sehpurpur. Untersuch. aus dem physiol. Institute der Univ. Heidelberg, Bd. 1, 1878.
64. Derselbe, Ueber die Darstellung von Optogrammen im Froschauge. Untersuch. aus dem physiol. Institute der Univ. Heidelberg, Bd. 1, 1878.
65. Derselbe, Ueber lichtbeständige Farben der Netzhaut. (Unter Mitwirkung von Dr. W. C. Ayres aus New-Orleans.) Untersuch. aus dem physiol. Institute der Univ. Heidelberg, Bd. 1, 1878.
66. Derselbe, Nachträge zu den Abhandlungen über Sehpurpur. Untersuch. aus dem physiol. Institute der Univ. Heidelberg, Bd. 1, 1878.
67. Derselbe, Chemische Vorgänge in der Netzhaut. Handb. der Physiol. von Hermann, Bd. 3, 1879.
68. Derselbe, Fortgesetzte Untersuchungen über die Retina und die Pigmente des Auges. Untersuchungen aus dem physiol. Institute der Univ. Heidelberg, Bd. 2, 1882.
69. Derselbe, Beiträge zur Optochemie. Untersuch. aus dem physiol. Institute der Univ. Heidelberg, Bd. 4, H. 3, 1882.
70. Kühne, W., und Sewall, H., Zur Physiologie des Sehepithels, insbesondere der Fische. Untersuchungen aus dem physiol. Institute der Univ. Heidelberg, Bd. 3, H. 3/4, 1880.
71. Kuhnt, H., Zur Kenntniss des Pigmentepithels. Centralbl. f. d. med. Wissensch., Jahrg. 15, 1877.
72. Landolt, E., Beitrag zur Anatomie der Retina vom Frosch, Salamander und Triton. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 7, 1871.
73. Lehmann, Ae., Experimenta quaedam de nervi optici dissecti ad retinae texturam vi et effectu. Dissert. inaug., ord. med., Dorpati Livonorum 1857.
74. Lersch, B. M., De retinae structura microscopica. Diss. inaug., ord med., Berolini 1840.
75. Leydig, F., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt a. M. 1857.
76. Derselbe, Einige Bemerkungen über das Stäbchenroth der Netzhaut. Arch. f. Anat. u. Physiol., Jahrg. 1897, Anat. Abth.
77. Manz, W., Ueber den Bau der Retina des Frosches. Zeitschr. f. ration. Med., 3. Reihe, Bd. 10, 1861.
78. Derselbe, Die Ganglienzellen der Froschnetzhaut. Zeitschr. f. ration. Med., 3. Reihe, Bd. 28, 1866.
79. Mays, K., Ueber das braune Pigment des Auges. Untersuchungen aus dem physiol. Institute der Univ. Heidelberg. Bd. 2, 1882.
80. Merkel, Fr., Zur Kenntniss der Stäbchenschichte der Retina. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Medicin, Jahrg. 1870.

81. Merkel, Fr., und Zuckerkandl, E., Sinnesorgane. Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 2: 1892. 1893.

82. Merkel, Fr., Sinnesorgane. Ergebnisse der Anatomie u. Entwickelungsgesch., Bd. 3: 1893. 1894.

83. Morano, F., Die Pigmentschicht der Retina. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 8, 1872.

84. Derselbe, Stomata in der Pigmentschicht der Retina. Centralbl. f. d. med. Wissensch., 13. Jahrg., 1875.

85. Müller, H., Zur Histologie der Netzhaut. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog., Bd. 3, 1851.

86. Derselbe, Ueber einige Verhältnisse der Netzhaut bei Menschen und Thieren. Verhandl. d. physikal.-med. Ges. Würzburg, Bd. 4, 1854.

87. Derselbe, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Retina bei Menschen und Wirbelthieren. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog., Bd. 8, Heft 1, 1856. (Jahreszahl d. Bandes: 1857.)

88. Derselbe, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Retina des Menschen und der Wirbelthiere. H. Müller's gesammelte und hinterlassene Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges, Bd. 1, 1872. (Abdruck der Arbeit in der Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. von 1856.)

89. Müller, W., Ueber die Stammesentwickelung des Sehorgans der Wirbelthiere. Leipzig 1874. Beiträge zur Anatomie und Physiologie, als Festgabe Carl Ludwig zum 15. October 1874 gewidmet von seinen Schülern. Heft 2, Leipzig 1875.

90. Nicati, W., Recherches sur le mode de distribution des fibres nerveuses dans les nerfs optiques et dans la rétine. Arch. de Physiol. normale et patholog., II. Série, Tome 2, 7. année 1875.

91. Ritter, C., Ueber den Bau der Stäbchen und äusseren Endigungen der Radialfasern an der Netzhaut des Frosches. Arch. f. Ophthalmol., Bd. 5, Abth. II, 1859.

92. Derselbe, Zur Histologie des Auges. (I. Die Querstreifen der Retinakörner. II. Das Epithel der Hyaloidea.) Arch. f. Ophthalmol., Bd. 11, Abth. I, 1865.

93. Schiefferdecker, P., Studien zur vergleichenden Histologie der Retina. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 28, 1886.

94. Schiess, Beitrag zur Anatomie der Retinastäbchen. Zeitschr. f. ration. Med., 3. Reihe, Bd. 18, 1863.

95. Schultze, M., Observationes de retinae structura penitiori. Bonnae 1859.

96. Derselbe, Kleinere Mittheilungen. 5. Zur Anatomie und Physiologie der Retina. (Aus den Sitzungsberichten der niederrheinischen Gesellschaft für Natur- u. Heilkunde zu Bonn, vom 4. April 1866.) Arch. f. mikr. Anat., Bd. 2, 1866.

97. Derselbe, Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 2, 1866.

98. Derselbe, Ueber Stäbchen und Zapfen der Retina. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 3, 1867.

99. Derselbe, Bemerkungen zu dem Aufsatze des Dr. W. Steinlein. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 4, 1868.

100. Derselbe, Ueber die Nervenendigung in der Netzhaut des Auges bei Menschen und bei Thieren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 5, 1869.

101. Derselbe, Die Retina. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben, Bd. 2, 1872.

102. Schultze, M., und Rudneff, M., Weitere Mittheilungen über die Einwirkung der Ueberosmiumsäure auf thierische Gewebe. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 1, 1865.

103. Schwalbe, G., Mikroskopische Anatomie des Sehnerven, der Netzhaut und des Glaskörpers. Graefe u. Sämisch, Handbuch d. ges. Augenheilk., Bd. 1, Thl. 1, 1874.
104. Solger, B., Ueber pigmentirte Zellen und deren Centralmasse. Mittheilungen aus d. naturw. Verein f. Neu-Vorpommern u. Rügen. Jahrg. 22, 1890.
105. Steinlein, W., Ueber Zapfen und Stäbchen der Retina. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 4, 1868.
106. Waldeyer, Rede an Engelmann. Sitzungsber. d. k. preuss. Akad. d. Wiss. Berlin. 30. Juni 1898.
107. Zenker, W., Versuch einer Theorie der Farben-Perception. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 3, 1867.

Linse, Glaskörper, Zonula ciliaris.

1. Arnold, J., Die Linse und das Strahlenplättchen. Handb. d. ges. Augenheilk., herausgeg. von Graefe u. Sämisch, Bd. 1, 1874.
2. Babuchin, Die Linse. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben, Bd. 2, 1872.
3. Becker, F. J. von, Untersuchungen über den Bau der Linse bei dem Menschen und den Wirbelthieren. Arch. f. Ophthalmol., Bd. 9, Abth. 2, 1863.
4. Derselbe, Ueber Dr. Ritter's neue Entdeckungen in der Anatomie der Linse. Arch. f. Ophthalmol., Bd. 13, Abth. 1, 1867.
5. Berger, E., Beiträge zur Anatomie der Zonula Zinnii. Arch. f. Ophthalmol., Bd. 28, Abth. II, 1882.
6. Berlin, R., Ueber Sehnervendurchschneidung. (Sitzungsber. d. Ophthalmol.-Ges. im Jahre 1871.) Klin. Monatsbl. f. Augenheilk., Jahrg. 9, 1871.
7. Brewster, D., On the anatomical and optical structure of the crystalline lenses of Animals, particularly that of the Cod. Philosophical Transactions of the R. Society. For the year 1833. 1833.
8. Derselbe, On the anatomical and optical structure of the crystalline lenses of Animals. Continued from a former paper. Philosoph. Transactions of the R. Society. For the year 1836. 1836.
9. Ciaccio, G. V., Beobachtungen über den inneren Bau des Glaskörpers im Auge des Menschen und der Wirbelthiere im Allgemeinen. Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Thiere, herausgeg. von Jac. Moleschott, Bd. 10, 1870.
10. Cuignet, F., Circulation du sang observée à l'ophthalmoscope dans l'oeil des grenouilles. Annales d'oculistique. Jahrg. 29, T. 55. (9e sér., T. 5.) 1866. (S. auch: Klin. Monatsbl. f. Augenheilk., Jahrg. 4, 1866.)
11. Cuvier, G., S. Sehorgan, Allgemeines, Nr. 4.
12. Deutschmann, R., Untersuchungen zur Pathogenese der Cataract. Arch. f. Ophthalmol., Bd. 23, Abth. III, 1877.
13. Eberth, C. J., Von den Blutgefässen. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben, Bd. 1, 1871.
14. Falchi, F., La réproduction de l'épithélium de la capsule cristalline antérieure chez les animaux adultes à l'état normal et à l'état pathologique. Arch. ital. de biol., T. 4, 1883.
15. Derselbe, Neubildung des Epithels der vorderen Linsenkapsel bei erwachsenen Thieren, im gesunden und im krankhaften Zustande. Arch. f. Ophthalmol., Bd. 30, Abth. 1, 1884.
16. Fridenberg, Percy H., Ueber die Sternfigur der Krystalllinse. Inaug.-Diss. med. Facult. Strassburg. 1891.

17. Fridenberg, Percy H., Ueber die Figur des Linsensternes beim Menschen und einigen Vertebraten. Arch. f. Augenheilk., Bd. 31, 1895.
18. Fubini, S., Beiträge zum Studium der Krystalllinse. Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Thiere, herausgeg. v. Jac. Moleschott, Bd. 11, 1876.
19. Golubew, A., Beiträge zur Kenntniss des Baues und der Entwickelungsgeschichte der Capillargefässe des Frosches. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 5, 1869.
20. Henle, J., Ueber die Linsenfasern. Nachrichten von d. k. Ges. d. Wiss. u. d. Georg-August's-Univ. Göttingen. 1875.
21. Derselbe, Zur vergleichenden Anatomie der Krystalllinse. Nachr. von d. k. Ges. d. Wiss. u. d. Georg-August's-Univ. Göttingen 1878.
22. Derselbe, Zur Anatomie der Krystalllinse. Abhandl. d. k. Ges. d. Wissensch. in Göttingen, Bd. 23, vom Jahre 1878. 1878.
23. Derselbe, Zur Entwickelungsgeschichte der Krystalllinse und zur Theilung des Zellkernes. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 20, 1882.
24. Huschke, E., Lehre von den Eingeweiden und Sinnesorganen des menschlichen Körpers. In: Soemmering, Vom Baue des menschlichen Körpers. N. Ausg., Bd. 5, 1844. (Glaskörpergefässe des Frosches.)
25. Hyrtl, J., Beobachtungen aus dem Gebiete der vergleichenden Gefässlehre. Med. Jahrb. d. k. k. österr. Staates, Bd. 24. (N. F., Bd. 15.) Wien 1838.
26. Iwanoff, A., Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie des Froschglaskörpers. Vorl. Mitth. Centralbl. f. d. med. Wissensch., Jahrg. 6, 1868.
27. Derselbe, Glaskörper. Stricker's Handb. der Lehre von den Geweben, Bd. 2, 1872.
28. Kallius, E., Sehorgan. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgesch., Bd. 10: 1900. 1901.
29. Knapp, P., Ueber Heilung von Linsenwunden beim Frosch. Zeitschr. f. Augenheilk., Bd. 3, 1900.
30. Krenchel, W., Siehe Sehnerv, Nr. 12.
31. Leber, Th., Die Blutgefässe des Auges. Strickers's Handbuch der Lehre von den Geweben, Bd. 2, 1872.
32. Derselbe, Die Circulations- und Ernährungsverhältnisse des Auges. Handbuch d. gesammten Augenheilk. v. Graefe u. Saemisch, Bd. II, Thl. 2, Leipzig 1876.
33. Mayer, S., Studien zur Histologie und Physiologie des Blutgefässsystems. Zweite (vorläufige) Mitth. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Math.-nat. Cl. Bd. 93, Abth. III, Jahrg. 1886. (Wien 1886.)
34. Derselbe, Die Blutgefässe in der Membrana hyaloidea des Froschauges. Eine literarische Skizze. Lotos, Jahrb. f. Naturwissensch. N. F., Bd. 14. (Der ganzen Reihe 42. Bd.) 1894.
35. Derselbe, Bemerkungen über die sog. Sternzellen der Leber und die Structur der capillaren Blutgefässe. Anat. Anz., Bd. 16, 1899.
36. Derselbe, Die Muskularisirung der capillaren Blutgefässe. Nachweis des anatomischen Substrats ihrer Contractilität. Anat. Anz., Bd. 21, 1902.
37. Meyer, H., Beitrag zu der Streitfrage über die Entstehung der Linsenfasern. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1851.
38. Nussbaum, Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. V. Mitth. Zur Kenntniss der Nierenorgane. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 27, 1886.
39. Quekett, J., Observations on the vascularity of the capsule of the crystalline lens, especially that of certain Reptilia. (Read Jan. 1847.) Transact. of the microscop. societ. of London, Vol. 3, 1852.
40. Rabl, C., Ueber den Bau und die Entwickelung der Linse. I. Theil. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog., Bd. 63, Heft 3, 1898.

41. Ranvier, L., Transformation in vitro des cellules lymphatiques en clasmatocytes. Compt. rend. hebd. des séances de l'acad. d. sc. Paris, Tome 112, 1891.
42. Derselbe, Des vaisseaux et des clasmatocytes de l'hyaloïde de la Grenouille. Compt. rend. hebd. d. séances d. l'Acad. d. sc., T. 115, 1892.
43. Reich, M., Einige mikroskopische Studien mit Silbersalpeterlösung, besonders an Gefässen des Auges und anderer Organe. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Math.-nat. Cl. Bd. 67, Abth. III, Jahrg. 1873. Wien 1873.
44. Retzius, G., Ueber den Bau des Glaskörpers und der Zonula Zinnii in dem Auge des Menschen und einiger Thiere. Biol. Untersuch., N. F., Bd. 6, 1894.
45. Ritter, C., Ueber das Centrum der Froschlinse. Arch. f. Ophthalmol., Bd. 12, Abth. 1, 1866.
46. Derselbe, Entgegnung an Herrn F. J. v. Becker. Arch. f. Ophthalmol. Bd. 13, Abth. II, 1867.
47. Derselbe, Zur Histologie der Linse. I. Ueber den Bau des Centrums der Kalbslinse. Arch. f. Ophthalmol., Bd. 22, Abth. II, 1876. (Siehe auch: Entwickelung des Auges.)
48. Robinski, S., Die Kittsubstanz auf Reaction des Argentum nitricum. Mikroskopische und mikrochemische Untersuchungen. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1871.
49. Derselbe, Untersuchungen über die Augenlinse, insbesondere zur Kritik der bisherigen Untersuchungsmethoden derselben. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1871.
50. Derselbe, Zur Anatomie, Physiologie und Pathologie der Augenlinse des Menschen und der Wirbelthiere. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med., Jahrg. 1872.
51. Derselbe, Die Augenlinsensterne des Menschen und der Wirbelthiere. Ein Beitrag zur Anatomie der Augenlinse. Centralbl. f. die med. Wissensch., 15. Jahrg., 1877.
52. Rouget, Ch., Mémoire sur le développement, la structure et les propriétés physiologiques des capillaires sanguins et lymphatiques. Arch. d. Physiol. normale et pathol., T. 5, 1873.
53. Derselbe, Note sur le développement de la tunique contractile des vaisseaux. Compt. rend. hebd. des séances de l'Acad. d. sc., T. 79, 1, 1874.
54. Derselbe, Sur la contractilité des capillaires sanguins. Compt. rend. hebd. d. séances de l'Acad. de sc. Paris, T. 88, 2, 1879.
55. Schleich, G., Der Augengrund des Kaninchens und des Frosches als Hülfsmittel beim Unterricht im Ophthalmoskopiren. Mitth. a. d. ophthalmol. Klinik in Tübingen, Bd. 2, H. 2, 1885.
56. Schultze, O., Zur Entwickelungsgeschichte des Gefässsystems im Säugethierauge. Festschr. z. 50jährigen Doctorjubiläum des Herrn Geheimrath Prof. Dr. v. Kölliker. Leipzig 1892.
57. Derselbe, Mikroskopische Anatomie der Linse und des Strahlenbändchens. Graefe-Saemisch, Handbuch der ges. Augenheilk., herausgeg. v. Th. Saemisch, 2. Aufl., Bd. I, Cap. 4, 1900.
58. Schwalbe, G., S. Retina, Nr. 103.
59. Thin, G., and Ewart, J. C., A contribution to the anatomy of the lens. The Journ. of Anat. u. Physiol., Vol. 10, 1876.
60. Virchow, H., Siehe Tunica vasculosa, Nr. 31.
61. Derselbe, Ueber die Glaskörper- und Netzhautgefässe des Aales. Morph. Jahrb., Bd. 7, 1882.
62. Derselbe, Ueber Glaskörperzellen. Verhandl. d. physiol. Ges. in Berlin. In: Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abth., Jahrg. 1885.

63. Virchow, H., Fächer, Zapfen, Leiste, Polster, Gefässe im Glaskörperraum von Wirbelthieren, sowie damit in Verbindung stehende Fragen. Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 10: 1900. Wiesbaden 1901.
64. Wagner, R., Nachschrift zu dem Aufsatz von Werneck. v. Ammon's Zeitschrift f. d. Ophthalmol., Bd. 5, 1837.
65. Werneck, W., Mikroskopisch-anatomische Betrachtungen über die Wasserhaut und das Linsensystem des Auges. v. Ammon's Zeitschr. f. d. Ophthalmol., Bd. 4, H. 1, 1834. (Jahreszahl d. Bandes: 1835.)
66. Derselbe, Beiträge zur Gewebelehre des Krystallkörpers. v. Ammon's Zeitschrift f. d. Ophthalmol., Bd. 5, 1837.
67. Wittich, v., Vergleichend-histologische Mittheilungen. I. Ueber den Bau der Chorioidea des Säugethier- und Vogelauges. II. Membrana hyaloidea des Froschauges. Arch. f. Ophthalmol., Bd. 2, Abth. I, 1855.
68. Derselbe, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Physiologie. (I. Die Membrana hyaloidea bei Fischen und Amphibien.) Königsberger med. Jahrb., Bd. 2, 1860.
69. Zernoff, D., Zum mikroskopischen Bau der Linse beim Menschen und bei den Wirbelthieren. Arch. f. Ophthalmol., Bd. 13, Abth. II, 1867.
70. Zimmermann, W., Ueber circumvasale Safträume der Glaskörpergefässe von Rana esculenta. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 27, 1886.

Function.

1. Beer, Th., Die Accommodation des Auges bei den Amphibien. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 73, 1898.
2. Derselbe, Die Accommodation des Auges in der Thierreihe. Wiener klin. Wochenschr., Jahrg. 1898.
3. Graber, V., Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Thiere. Prag u. Leipzig 1884.
4. Hirschberg, J., Zur vergleichenden Ophthalmoskopie. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abth., Jahrg. 1882.
5. Derselbe, Zur Dioptrik und Ophthalmoskopie der Fisch- und Amphibienaugen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abth., Jahrg. 1882.
6. Plateau, E., Sur la vision des poissons et des amphibies. (Extrait par l'auteur.) Annales des sciences naturelles. Sér. V. Zoolog., T. 7, 1867.

Entwickelung. Regeneration.

1. Assheton, R., On the development of the optic nerve of Vertebrates, and the choroidal fissure of embryonic life. Quart. Journ. of microsc. sc., Vol. 34, N. S., 1892.
2. Babuchin, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Auges, besonders der Retina. Würzb. naturw. Zeitschr., Bd. 4, 1863.
3. Barbadoro, L., Gli strati della retina nello sviluppo della rana. Anat. Anz., Bd. 19, 1901.
4. Barkau, A., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Auges der Batrachier. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Math.-nat. Cl. Bd. 54, Abth. I, 1866.
5. Ciaccio, G. V., Du mode de formation des vésicules primaires des yeux et pourquoi elles se transforment en secondaires; origine, formation et texture interne de l'humeur vitrée. Arch. ital. de Biol., T. 19, 1893.
6. Cirincione, G., Ueber die Entwickelung der „Capsula perilenticularis". Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth., Jahrg. 1897. Suppl.

7. Cirincione, G., Zur Entwickelung des Wirbelthierauges. Ueber die Entwickelung der Capsula perilenticularis. Veit u. Co., Leipzig, 1898.
8. Colucci, V., Sulla rigeneracione parziale dell' occhio nei Tritoni. Memorie della R. Accad. d. scienze dell' Istit. di Bologna. Ser. V, T. 1, 1891.
9. Corning, H. K., Ueber einige Entwickelungsvorgänge am Kopfe der Anuren. Morph. Jahrb., Bd. 27, 1899.
10. Eycleshymer, A. C., The development of the optic vesicles in Amphibia. Journ. of Morphol., Vol. 8, 1893.
11. Fischel, A., Ueber die Regeneration der Linse. Anat. Hefte, Bd. 14, 1900.
12. Herzog, H., Ueber die Entwickelung der Binnenmuskulatur des Auges. Einstweilige Mittheilung. Zeitschr. f. Augenheilk., Bd. 7, 1902.
13. Derselbe, Nachtrag zu meiner Mittheilung: „Ueber die Entwickelung der Binnenmuskulatur des Auges." Zeitschr. f. Augenheilk., Bd. 7, 1902.
14. Derselbe, S. Tunica vasculosa, Nr. 16.
15. Inouye, T., Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Linse. Inaug.-Diss., med. Facult., München 1895.
16. Keibel, F., Die Entwickelung der äusseren Körperform der Wirbelthierembryonen, insbesondere der menschlichen Embryonen aus den ersten zwei Monaten. Hertwig's Handb. d. vergl. u. exper. Entwickelungslehre der Wirbelthiere, Bd. 1, 1901.
17. Kessler, L., Zur Entwickelung des Auges der Wirbelthiere. Leipzig 1877.
18. Koch's, W., Versuche über die Regeneration von Organen bei Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 49, 1897.
19. Koganeï, J., Untersuchungen über die Histiogenese der Retina. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 23, 1884.
20. Korányi, A., Beiträge zur Entwickelung der Krystalllinse bei den Wirbelthieren. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Histolog., Bd. 3, 1886.
21. Lieberkühn, N., Ueber das Auge des Wirbelthierembryo. Schriften d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturwissensch. zu Marburg, Bd. 10, 1872.
22. Nussbaum, M., Entwickelungsgeschichte des menschlichen Auges. Graefe-Saemisch, Handb. d. ges. Augenheilk., 2. Aufl., Bd. 2, 1899.
23. Derselbe, Die Entwickelung der Binnenmuskeln des Auges der Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat. und Entwickelungsgesch., Bd. 58, 1901.
24. Peter, K., Der Einfluss der Entwickelungsbedingungen auf die Bildung des Centralnervensystems und der Sinnesorgane bei den verschiedenen Wirbelthierclassen. Eine biologisch-embryologische Skizze. Anat. Anz., Bd. 19, 1901.
25. Rabl, C., S. Linse, Nr. 40.
26. Derselbe, Zur Frage nach der Entwickelung des Glaskörpers. Anat. Anz., Bd. 22, 1903.
27. Remak, R., Untersuchung über die Entwickelung der Wirbelthiere. Berlin 1855.
28. Ritter, C., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Linse. Arch. f. Augenheilk., Bd. 34, 1897.
29. Derselbe, Zur Entwickelungsgeschichte der Linse des Frosches. Arch. f. Augenheilk., Bd. 38, H. 4, 1898.
30. Röthig, P., Ueber Linsenregeneration. Inaug.-Diss., med. Facult., Berlin 1898.
31. Schoebel, E., Zur postembryonalen Entwickelung des Auges der Amphibien. Inaug.-Diss., philosoph. Facult. Leipzig 1890.
32. Spemann, H., Ueber Correlationen in der Entwickelung des Auges. Verhandl. d. anat. Ges. auf d. 15. Vers. Bonn 1901.
33. Török, A. v., Beiträge zur Kenntniss der ersten Anlagen der Sinnesorgane und der primären Schädelformation bei den Batrachiern. Untersuch. z. Naturlehre d. Menschen u. d. Thiere; herausgeg. v. Jac. Moleschott, Bd. 10, 1870.

34. Waele, H. de, Recherches sur l'anatomie comparée de l'oeil des Vertébrés. (Le mésoderme dans la vésicule oculaire secondaire.) Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 19, 1902.
35. Wolff, G., Bemerkungen zum Darwinismus u. s. w. Biol. Centralbl., Bd. 14, 1894.
36. Derselbe, Entwickelungsphysiologische Studien. I. Die Regeneration der Urodelenlinse. Arch. f. Entwickelungsmech. d. Organ., Bd. I, Heft 3, 1895.
37. Derselbe, Entwickelungsphysiologische Studien. II. Weitere Mittheilungen zur Regeneration der Urodelenlinse. Arch. f. Entwickelungsmechan. d. Organ., Bd. 12, 1901.

Muskeln, Drüsen.

1. Born, G., Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. III. Morph. Jahrb., Bd. 8, 1883.
2. Corning, H. K., Ueber die vergleichende Anatomie der Augenmuskulatur. Morph. Jahrb., Bd. 29, 1902.
3. Peters, A., Beitrag zur Kenntniss der Harder'schen Drüse. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 36, 1890.
4. Piersol, G. A., Beiträge zur Histologie der Harder'schen Drüsen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 29, 1887.
5. Sardemann, E., Zur Anatomie der Thränendrüse. Zoolog. Anz., 7. Jahrg., 1884.
6. Derselbe, Beiträge zur Anatomie der Thränendrüse. Ber. d. Naturf.-Ges. zu Freiburg i. B., Bd. 3, 1888.

Conjunctiva, Lider, Orbita.

1. Arnold, J., Siehe Tunica fibrosa, Nr. 3.
2. Biedermann, W., Siehe Integument, Nr. 15.
3. Burkard, O., Ueber die Periorbita der Wirbelthiere und ihre muskulösen Elemente. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth., Jahrg. 1902. Suppl.
4. Drasch, O., Siehe Integument, Nr. 34.
5. Engelmann, W., Siehe Integument, Nr. 51.
6. Golubew, A., Siehe Linse, Glaskörper, Zonula ciliaris, Nr. 19.
7. Helfreich, F., Siehe Tunica fibrosa, Nr. 18.
8. Klein, On the peripheral distribution of non-medullated nerve fibres. Quart. Journ. of microsc. science, Vol. 12, N. S., 1872.
9. Langer, C., Ueber das Lymphgefässsystem des Frosches. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Math.-nat. Cl. Bd. 55, Abth. I. Wien 1867.
10. Langerhans, P., Siehe Tunica fibrosa, Nr. 35.
11. Manz, W., Ueber den Mechanismus der Nickhautbewegung beim Frosche. Bericht über die Verhandl. der Naturf.-Ges. zu Freiburg i. B., Bd. 2, H. 4, 1862.
12. Mayer, S., Siehe Integument, Nr. 135.
13. Derselbe, Siehe Linse, Glaskörper, Zonula ciliaris, Nr. 33.
14. Sergejew, M., Das Verhalten einiger Rückenmarksnerven zum Blutkreislaufe in der Membrana nictitans des Frosches (R. esculenta). Vorläufige Mittheil. Centralbl. f. d. med. Wissensch., Jahrg. 32, 1894.
15. Steinach, E., und Kahn, R. H., Echte Contractilität und motorische Innervation der Blutcapillaren. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 97, 1903.
16. Stricker, S., Untersuchungen über die capillaren Blutgefässe der Nickhaut des Frosches. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. (Wien.) Math.-nat. Cl. Bd. 51, Abth. 2, Jahrg. 1865.

17. Stricker, S., Studien über den Bau und das Leben der capillaren Blutgefässe. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. (Wien.) Math.-nat. Cl. Bd. 52, Abth. 2, Jahrg. 1865. (Wien 1866.)
18. Derselbe, Untersuchungen über die capillaren Blutgefässe in der Nickhaut des Frosches. Untersuch. z. Naturlehre d. Menschen u. d. Thiere, herausgeg. v. J. Moleschott, Bd. 10, 1870.
19. Derselbe, Studien über den Bau und das Leben der capillaren Blutgefässe. Untersuch. z. Naturlehre d. Menschen u. d. Thiere, herausgeg. v. J. Moleschott, Bd. 10, 1870.
20. Derselbe, Untersuchungen über die Contractilität der Capillaren. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. (Wien.) Math.-nat. Cl. Bd. 74, Abth. 3, Jahrg. 1876. (Wien 1877.)
21. Stricker, S., und Spina, A., Siehe Integument, Nr. 191.
22. Waldeyer, W., Siehe Tunica fibrosa, Nr. 57.

ALPHABETISCHES SACHREGISTER.

A.

B.

C.

D.

E.

F.

G.

H.

I.

J.

K.

L.

M.

N.

O.

P.

Q.

R.

S.

T.

U.

V.

W.

X.

Z.

Zusatz und Berichtigungen.

Zu S. 148. Das Flimmerepithel des Ductus choledochus bei Larven und erwachsenen Thieren von Rana fusca hat bereits Nussbaum 1878 beschrieben (Literaturverzeichniss „Leber“, Nr. 40).

Zu S. 104. Lies: c) Innervation (statt Intervation).

Einige sachlich bedeutungslose Ungenauigkeiten in den Ueberschriften finden sich auf S. 38 (vor: „Die Zunge“ fehlt 5.), auf S. 91 (lies: 2. Der Mittel- oder Dünndarm) und S. 103 (lies: 3. Der End- oder Dickdarm).

Zu den Figuren 7 und 11 sei noch bemerkt, dass dieselben einer früheren Arbeit von mir selbst (Archiv f. Anatomie und Physiologie, Anatom. Abthl. 1896) entnommen sind.



